Dr. Peter Reinhardt

COCCOLITHEN



DIE NEUE BREHM-BÜCHEREI

Coccolithen

Kalkiges Plankton seit Jahrmillionen

von Dr. rer. nat. habil. Peter Reinhardt, Freiberg

Mit 188 Abbildungen



Die Neue Brehm-Bücherei

A. Ziemsen Verlag · Wittenberg Lutherstadt · 1972

Vorwort 3
1. Einleitung 4
2. Allgemeines 5
3. Morphologie 7
3.1. Zellinhalt 7
3.2. Geißeln 9
3.3. Haptonema 10
3.4. Zelluloseschuppen 10
3.5. Coccolithen 14
4. Physiologie 22
4.1. Bildung der Zelluloseschuppen und der Coccolithen 22
4.2. Ernährung 24
4.3. Lebenszyklus 24
5. Ökologie 27
5.1. Licht 28
5.2. Temperatur 28
5.3. Salinität 32
6. Coccolithen aus geologischer Vorzeit 33
6.1. Erhaltung 33
6.2. Verbreitung 33
6.3. Geologische Altersbestimmung mit Coccolithen 34
7. Untersuchungsmethoden 38
7.1. Sammeln von lebendem Material 38
7.2. Sammeln und Aufbereiten von fossilem Material 39
7.3. Anreicherung 39
7.4. Reinigung 40
7.5. Anfertigung von lichtmikroskopischen Präparaten 41
7.6. Herstellung elektronenmikroskopischer Präparate 41
7.7. Scanning-Elektronenmikroskop (Rasterelektronenmikroskop) 42
7.8. Polarisationsmikroskopische Beobachtung 42
8. Bestimmungsschlüssel 47
9. Neue taxonomische Kombinationen 89
10. Literaturverzeichnis 90
11. Abbildungsverzeichnis 93
12. Register 96

Die Neue Brehm Bücherei 453

Lizenz-Nr. 251 – 510/29/72 · ES 18/F/4
Herstellung: Buchbinderei Leipzig, 705 Leipzig
Bestellnummer 7998824 · 9,50 M

Vorwort

Vorliegende Arbeit soll weiten Kreisen zu den Ergebnissen der Coccolithen-Forschung Zugang gewähren und dem Anfänger das Einarbeiten in die reiche Formenfülle fossiler und rezenter Coccosphären erleichtern. Deshalb werden zuerst die verschiedenen Aspekte der Nannoplankton-Forschung beleuchtet und später die meisten fossilen und rezenten Gattungen in einem Bestimmungsschlüssel vorgestellt. Zahlreiche Abbildungen sollen dabei das Verständnis erleichtern.

Die der Bearbeitung zugrunde liegenden Quellen werden im Text, in dem Quellen- und im Literaturverzeichnis gebührend hervorgehoben. Außerdem ist der Verfasser Herrn Prof. Dr. A. H. Müller, Herrn Prof. Dr. B. Fott, Herrn Prof. Dr. A. R. Loeblich jr. und Frau Prof. Dr. H. Loeblich-Tappan, Herrn Dr. P. Dietzmann, Herrn Dipl.-Chem. J. Fischer, Frau Dr. K. Perch-Nielsen, Herrn Dr. P. Roth und Herrn Dr. P. Prins für vielseitige Unterstützung zu großem Dank verpflichtet.

Sehr zu danken habe ich dem Verlag, der alle Wünsche hinsichtlich der Ausstattung bereitwillig erfüllte.

Freiberg, im Dezember 1970

P. Reinhardt

1. Einleitung

Fast senkrecht ragt die weiße Steilküste auf Rügen, Möen und Jütland hoch aus dem Meer empor (Abb. 1). Ihre Felsen bestehen aus weißer Kreide. Ein Stück davon unter dem Elektronenmikroskop zeigt bei 6000- bis 8000facher Vergrößerung eine erstaunlich fein und vielfältig strukturierte, tausendstel Millimeter große Welt (Abb. 2). Neben kleinen Kalzitkristallen liegen unzählige kleine elliptische und auch zirkuläre Kalzitrosetten von etwa 1 bis 25 μm Durchmesser.

Diese Rosetten hat Ehrenberg (1836) zum erstenmal in der Schreibkreide von Rügen beobachtet und als anorganische Konkretionen, die sich um einen Kern gebildet haben sollten, gedeutet. 1861 fand dann Sorby beim Mikrosko-



Abb. 1, 2. Die meisten im Meer gebildeten Gesteine enthalten mikroskopisch kleine Reste fossiler Einzeller und Algen
Abb. 1 zeigt ein marines Gestein, Kreide, an der Steilküste von Rügen

pieren der englischen Kreide, daß jede Kalzitrosette die Form eines Uhrglases hat. Daraus schloß Sorby, daß die Kalzitrosetten nicht anorganischen Ursprungs, sondern Teile eines Außenskeletts eines lebenden Organismus seien. Zur gleichen Zeit untersuchten Huxley und Wallich die ersten Tiefseeproben aus dem Nordatlantischen Ozean und fanden darin ähnliche Kalzitrosetten und Kugeln, deren Oberfläche ganz von Kalzitrosetten bedeckt waren. Huxley (1858) nannte diese Kalzitrosetten *Coccolithen* und Wallich (1860) die aus ihnen aufgebauten Hohlkugeln *Coccosphären*. Wenige Jahre später wies Wallich (1865) lebende *Coccosphären* im Atlantischen Ozean nach.

2. Allgemeines

Nach heutiger Kenntnis handelt es sich bei den Coccosphären (Abb. 3, 4) um etwa meist 2 bis 25 μm große, flagellatenartige, Öl und das Kohlenhydrat *Chrysolaminarin* (Leukosin) erzeugende, goldenbraune Algen (Stamm *Chrysophyta*) mit einer Hülle aus Zelluloseschuppen (scales) sowie aus kalkigen Skelettelementen, den *Coccolithen*. Sie besitzen Chlorophyll (a und c, kein b!), gewinnen bei der Photosynthese Energie aus Licht (autotrophe Ernährung) und erzeugen Zellulose, können aber auch, zwar seltener, geformte Nahrung aufnehmen (heterotrophe Ernährung, Parke und Adams) und sich frei



Abb. 2 ist ein elektronenmikroskopisches Bild (6000fach vergrößert) der Kreide. Sie enthält neben kleinsten Kalzitkristallen Kalzitrosetten und Stäbe, sogenannte Coccolithen (C) und deren Bruchstücke (Cp). Nach einer käuflichen Fotografie und Noël

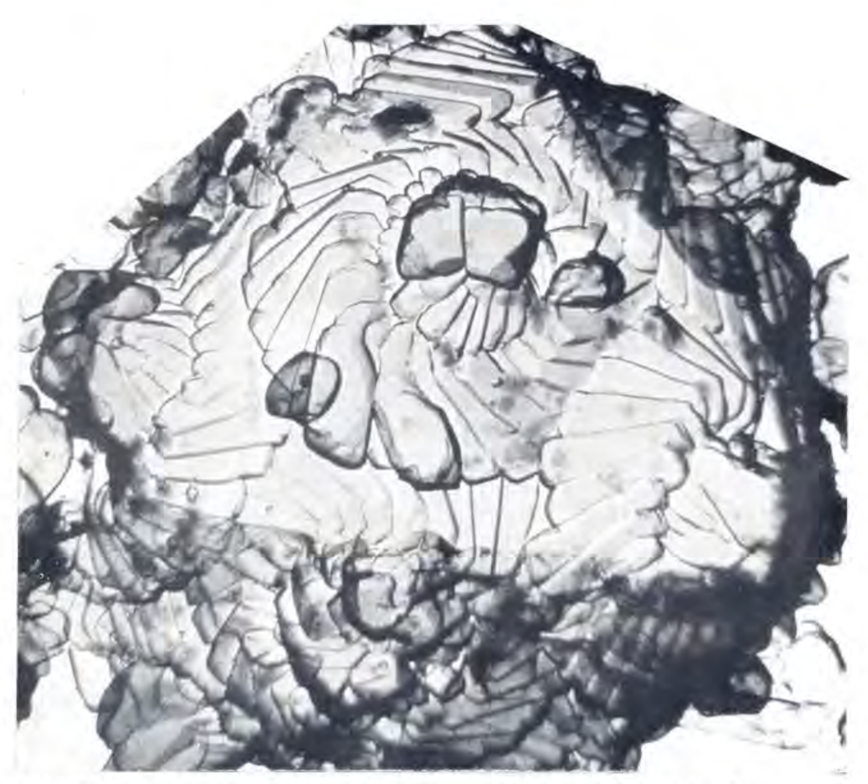


Abb. 3. Die Coccolithen formen eine Hülle um eine Flagellatenzelle, die sogenannte Coccosphäre

bewegen. Damit gehören sie zu denjenigen Einzellern, die sowohl typisch pflanzliche als auch typisch tierische Eigenschaften besitzen und deren Zuordnung zum Pflanzen- oder Tierreich außerordentlich schwierig ist. Offenbar ist es auf der untersten einzelligen Entwicklungsstufe noch zu keiner Differenzierung zwischen den beiden Entwicklungsmöglichkeiten Pflanze oder Tier gekommen. Die Coccosphären werden deshalb sowohl in den Lehrbüchern der Botanik unter den Algen mit dem Namen *Coccolithineae* oder auch *Coccolithophorales* als auch in den Büchern der Zoologie unter den Protisten mit dem Namen *Coccolithophorida* geführt. Hier werden sie als Algen betrachtet. Ausschlaggebend dafür erscheint uns neben dem Auftreten von Chlorophyll das Vorkommen von Zellulose und der mögliche Formenwechsel zwischen einer Coccosphäre und einer fadenförmigen Alge (v. Stosch 1955, Pringsheim 1955).

Die Coccosphären zeigen außerdem einerseits zwei gleichlange, gleichgebaute, außen glatte (acronematische) Peitschengeißeln und einen z. T.

ausgebildeten, dritten fadenförmigen Fortsatz, das Haptonema (Abb. 4). Auf Grund dieser Merkmale treten sie mit anderen Algen verschiedener Organisationshöhe in Beziehung.

Diese sind z. B. die einfachen flagellatenartigen Gattungen *Prymnesium* Massart, *Chrysochromulina* Lackey und *Platychrysis* Geitler, die Schwärmer der schon unbeweglichen, in einer palmelloiden Kolonie lebenden Gattung *Phaeocystis* Lagerheim und die Schwärmer der relativ hoch organisierten, mehrzellig-fadenförmigen (trichalen) Gattung *Apistonema* Pascher.

Sie werden mit diesen nach Parke in einer morphologischen Reihe zusammengefaßt, die — nach der von Klebs stammenden und später von Scherfel und besonders von Pascher ausgebauten, für die Systematik der Algen grundlegenden Anschauung – von den einfachen flagellatenartigen Coccosphären über rhizopoidale und capsale Vertreter bis zur fadenförmigen Gattung *Apistonema* führt.

Andererseits stehen die Coccosphären in ihrer flagellatenartigen Organisation den Chrysomonaden nahe und werden nach Lohmann (1902) zu ihnen gestellt, unterscheiden sich aber von diesen durch das Fehlen von einer mit Flimmern behaarten (pleuromatischen) Flimmergeißel und den Mangel an Kieselschuppen.

3. Morphologie

Die Kenntnis der lebenden Zelle können wir wie folgt zusammenfassen.

3.1. Zellinhalt

Schon mit Hilfe des Lichtmikroskopes sind innerhalb einer Coccosphärenzelle ihre größeren Bestandteile zu erkennen (Abb. 4). Die Zelle ist von einer Zellwand umgeben und von einer durchsichtigen, schleimigen Masse, dem Cyto-

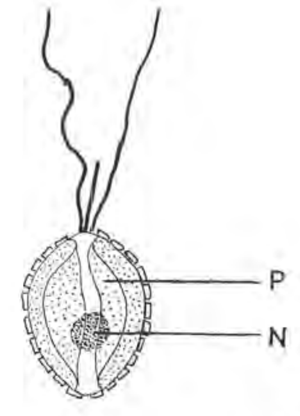


Abb. 4. Die Flagellatenzelle enthält (im optischen Schnitt) einen Kern (N), zwei Chromatophoren (P) und trägt 2 Geißeln und z. T. ein Haptonema

plasma, erfüllt, in dem die „Organe der Zellen", die Organellen eingebettet sind. Der Kern (N) befindet sich unter dem Zentrum des Protoplasten. Seitlich – unten von ihm, in der Nähe der Zellwand liegen meist 2 schalenförmige, goldenbraune Chromatophoren (P) sich gegenüber. Diese dienen zur Photosynthese, bei der chemische Energie aus Licht gewonnen wird. Sie zeigen bei höherer Vergrößerung (Abb. 5) einen lamellaren Aufbau und enthalten manchmal besondere Zentren der Fettbildung, sogenannte *Pyrenoide*. Teilweise treten im Cytoplasma besondere mit Zellsaft gefüllte Hohlräume oder Vakuolen sowie Öl- und *Chrysolaminarin*-(L, Leukosin)-Kügelchen als Reservestoffe auf.

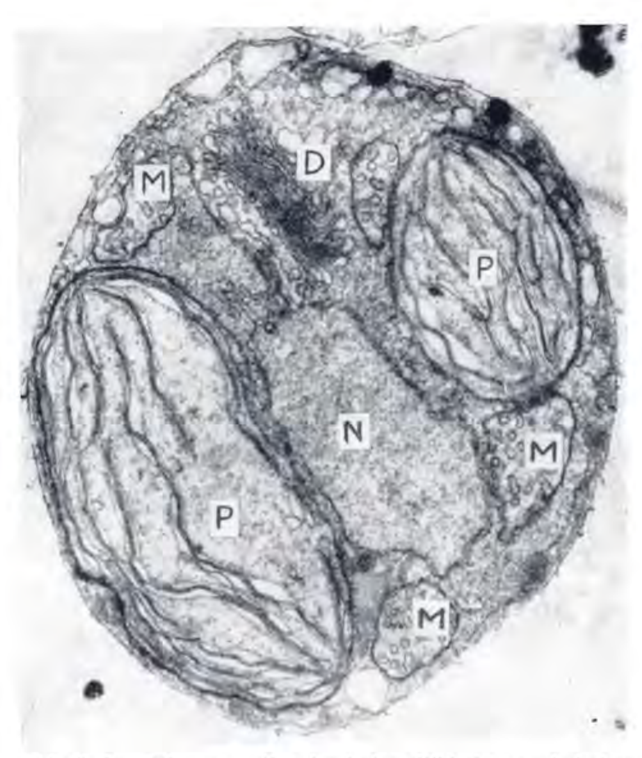


Abb. 5. Im elektronenmikroskopischen Bild (Längsschnitt) werden zusätzlich parallel angeordnete Zisternen, sogenannte Dictyosome oder Golgi-Apparate (D) und Blasen mit Innenrohren, sogenannte Mitochondrien (M) sichtbar. Nach Wilbur und Watabe

Mit dem Elektronenmikroskop findet man weitere Organellen (Abb. 5). In der Nähe der Geißelbasis liegen gewöhnlich kleine Stapel von parallel angeordneten Zisternen, die scheibenförmigen Dictyosome (D) oder Golgi-Apparate (Abb. 5). Ihre Zisternen sind auf einer Seite randlich zu kleinen Bläschen erweitert, die sich ablösen können und so die Golgi-Vesikeln bilden. Die Dictyosome dienen insgesamt als chemische Fabriken der Zelle zur Kondensation bestimmter Stoffe. Hinzu kommen außerdem u. a. doppelwandige Blasen, deren innere Membran sich röhrenförmig einfaltet und weit in den Innenraum hineinragt, die sogenannten Mitochondrien (M.) Letztere sind als Atmungsorganellen die Kraftwerke der Zellen, in denen energiereiche Kohlenstoffverbindungen abgebaut und dabei chemische Energie gewonnen wird.

3.2. Geißeln

Die meisten Coccosphären tragen zwei nebeneinanderliegende, gleichlange, außen glatte Peitschengeißeln, die nach elektronenmikroskopischen Untersuchungen im gesamten Pflanzen- und Tierreich im wesentlichen einheitlich aufgebaut sind (Abb. 6). Sie bestehen aus einer fingerlingförmigen Ausstülpung der äußersten Plasmahaut, dem Plasmalemma, die einen zylindrischen Käfig aus neun steil spiralig angeordneten Doppelfilamenten umgibt. Seine zentrale Achse wird wiederum aus zwei Filamenten gebildet, so daß im Querschnitt ein 9 (außen) und 2 (innen) Muster entsteht.

Während die zwei zentralen Filamente knapp über dem Niveau der Zelloberfläche enden, reicht der periphere zylindrische Käfig ohne Membranabgrenzung noch weiter in das Cytoplasma hinein und bildet hier das Basalkorn (Blepharoplasten).

Die Geißel und das Basalkorn sind durch einen Übergangsbereich getrennt. Er beginnt noch in der freien Geißel mit einem Querseptum, zeigt dann eine

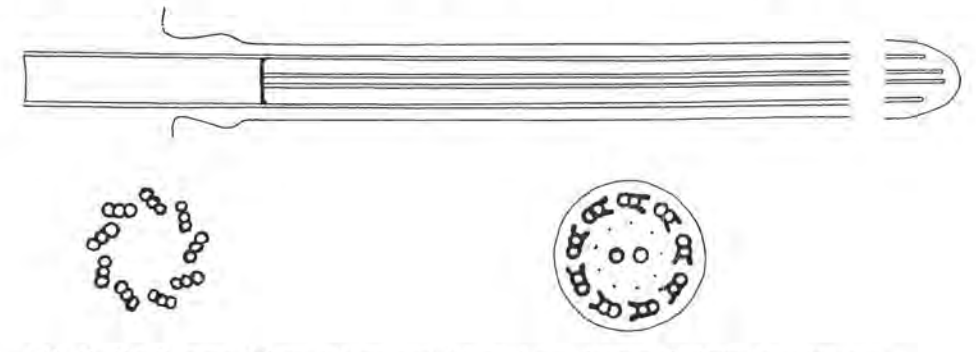


Abb. 6. Die 2, etwa 0,2 μm dicken und bis zu 1 mm langen Geißeln bestehen aus 9 randlichen Faserpaaren und 2 zentralen Fasern. Die Abbildung zeigt einen Längsschnitt durch die Geißel und ihr Basalkorn sowie je einen Querschnitt durch beide

ringförmige Verdickung der äußeren Plasmahaut und ein zentrales Sternmuster und endet unterhalb der Zelloberfläche wiederum mit einem Querseptum.

Das eigentliche Basalkorn beginnt so, nur von einem zylindrischen Käfig aus dreifachen Filamenten vom übrigen Plasma abgegrenzt, mit einem zentralen Sternmuster, ist dann zentral strukturlos und endet mit einem zentralen Speichenmuster.

3.3. Haptonema

Zwischen den zwei acronematischen Geißeln tritt außerdem nach den Beobachtungen von v. Stosch (1958), Parke (1961) und Manton und Leedale (1963) bei einigen Coccosphären noch ein dritter fadenförmiger Fortsatz, das Haptonema (Parke, Manton und Clarke, 1955) auf (Abb. 7). Es besteht nach Manton (1964) u. a. ähnlich wie die Geißeln aus einer fingerlingförmigen Ausstülpung des Plasmalemma, die im Unterschied zu den Geißeln aber einen auf dem Kopf stehenden doppelwandigen Becher umgibt, der wiederum einen Käfig aus 5 bis 9 einfachen Filamenten enthält. Während der periphere doppelwandige Becher im Niveau der Zelloberfläche endet, setzt sich der zentrale Filamentkäfig noch weiter ins Cytoplasma fort. Die Zahl der Filamente nimmt dabei schrittweise zu. Ihr proximales Ende ist über Bänder mit dem Filamentkäfig des Blepharoplasten verbunden.

3.4. Zelluloseschuppen

Die Zellwände vieler goldenbrauner Algen *(Chrysophyta)* bestehen aus einer pektinartigen Grundsubstanz, in die in verschiedenen Lagen Zelluloseschuppen eingebettet sind (Brown u. a. 1969). Es handelt sich bei diesen um elliptische,

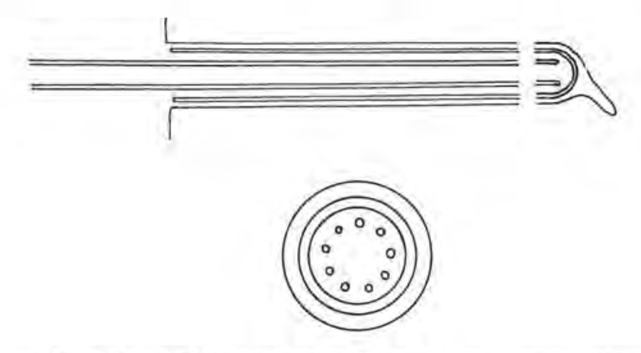


Abb. 7. Der dritte fadenförmige Fortsatz besteht aus zentralen Fasern, die in einem Zylinder eingeschlossen sind. Die Abbildung zeigt einen Längs- und einen Querschnitt durch ein solches Haptonema



Abb. 8 bis 13. Die Zellwand der Coccosphären besteht aus Zelluloseschuppen. Verschiedene Formen zeigen Abb. 8 bis 13. Typisch sind dabei der distal konzentrisch und basal radial gestreifte Bau
Abb. 8. Distalseite von Zelluloseschuppen (Doppelplatten)



Abb. 9. Basalseite von Zelluloseschuppen (Doppelplatten)

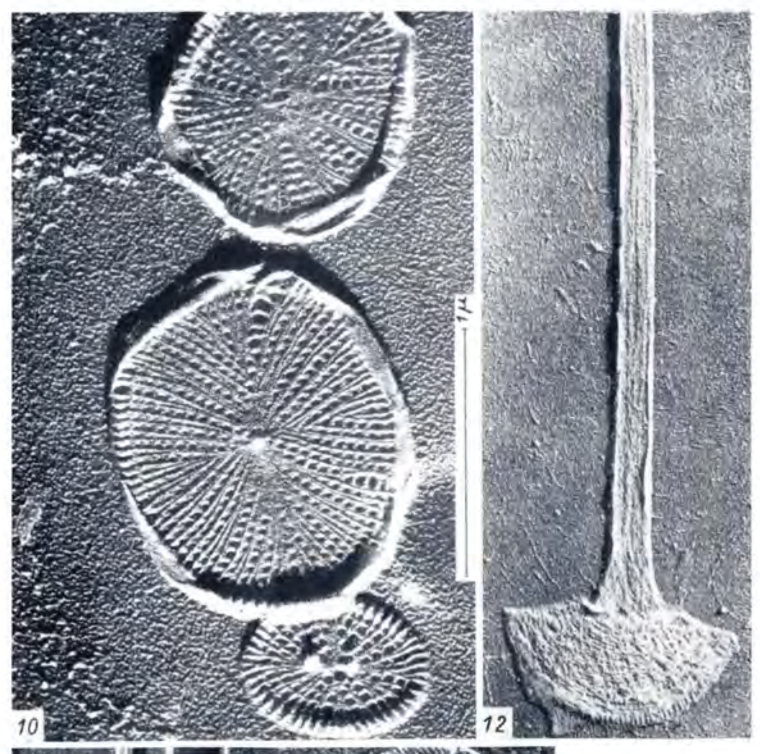




Abb. 10. Zelluloseschuppe mit Basalplatte und Distalring (reduzierte Distalplatte)

Abb. 11. Zelluloseschuppe mit Basalplatte, Distalring (reduzierte Distalplatte,) Zentralkreuz und Zentralfortsatz

Abb. 12. Doppelplatte mit Zentralfortsatz

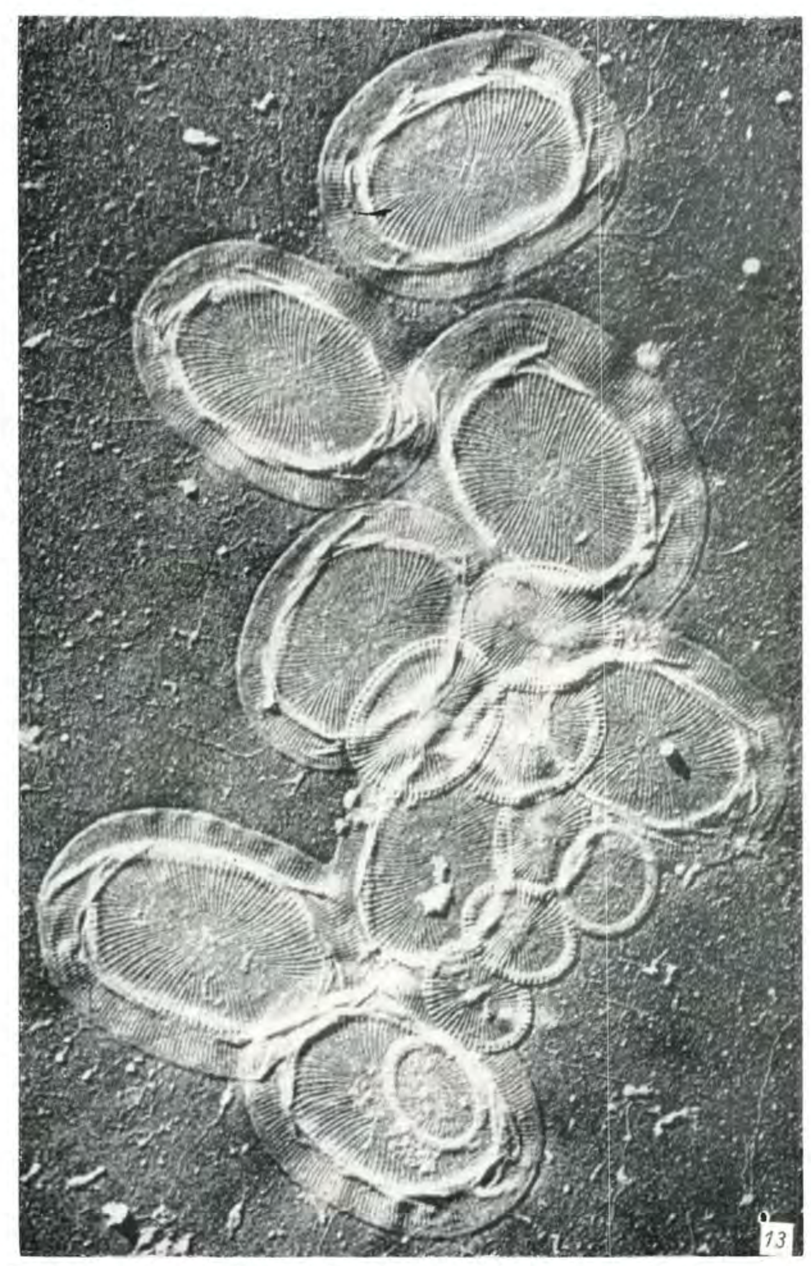


Abb. 13. Zelluloseschuppe mit randlicher Wand. Nach Manton u. a., Parke u. a.

zirkuläre oder polygonale Doppelplatten mit rhombischer Symmetrie, die distal aus konzentrisch (coronoid) und proximal aus radial angeordneten (styloid) Zellulose-Mikrofibrillen aufgebaut sind (Abb. 8, 9).

Je nach Schuppenart kann die konzentrisch strukturierte distale Platte vollständig (Abb. 8), unvollständig als peripherer Ring (Abb. 10) oder als peripherer Ring mit Zentralkreuz (Abb. 11) ausgebildet sein. Senkrecht auf der distalen Platte oder auf dem Zentralkreuz kann ein Zentralfortsatz stehen (Abb. 12). Teilweise ist sogar marginal eine Wand entwickelt, so daß eine napfförmige Schuppe entsteht (Abb. 13). Die Schuppen treten mono- bis tetramorph an einer Zelle auf und können bei einigen *Chrysophyta*-Gattungen nach Manton und Parke (1962) zur Artbestimmung benutzt werden.

3.5. Coccolithen

Bei den Coccosphären ist auf solche, besonders groß ausgebildete Zelluloseschuppen noch Kalk aufgelagert, der, in einer dünnen organogenen Haut eingehüllt, die Heterococcolithen bildet.

Mit Hilfe des Elektronenmikroskopes können (Abb. 14) neben
- den *Heterococcolithen*, die aus verschieden gestalteten Mikrokristallen gebildet werden, noch
- die *Holococcolithen*, die aus einheitlich geformten Mikrokristallen zusammengesetzt sind,

Holococcolithen	Heterococcolithen	Pentalithen
Asterolithen	Ceratolithen	Microrhabdulithen

Abb. 14. Einteilung der Coccolithen und anderer kalkiger Nannofossilien nach ihrer Feinstruktur

- die *Pentalithen*, die aus 5 oder mehr jeweils einheitlich orientierten, radial symmetrisch angeordneten größeren Mikrokristallplatten bestehen,
- die sternförmigen *Asterolithen*,
- die hufeisenförmigen *Ceratolithen*,
- die stabförmigen *Microrhabdulithen* sowie
- die verschieden geformten Kalkkörper unsicherer Stellung

unterschieden werden.

Die Coccolithen setzen an der Zelloberfläche über dem Plasmalemma und einer pektinartigen Zellwand mit verschiedenen Zelluloseschuppenlagen eine geschlossene Hülle, die *Plakoderma* (Sitte 1965), zusammen. Sie fehlen aber bei einigen Coccosphärengattungen im Gebiet der Geißeln, so daß hier ein deutlich markiertes Gebiet, die Mündung (apikal) entsteht.

Heterococcolithen. Jeder Heterococcolith ist basal an den Rand einer Zelluloseschuppe geheftet (Abb. 15). Sie sind beide nicht nur miteinander verbunden, sondern werden auch zusammen auf demselben Wege gebildet. Deshalb kann man die Heterococcolithen als kalzifizierte Teile von Zelluloseschuppen ansehen. Darum ist es auch nicht verwunderlich, daß wir bei den Heterococcolithen auch den Strukturtyp der Zelluloseschuppen, distal konzentrisch (coronoid) und basal radial gestreift (styloid) wiederfinden (Abb. 16).

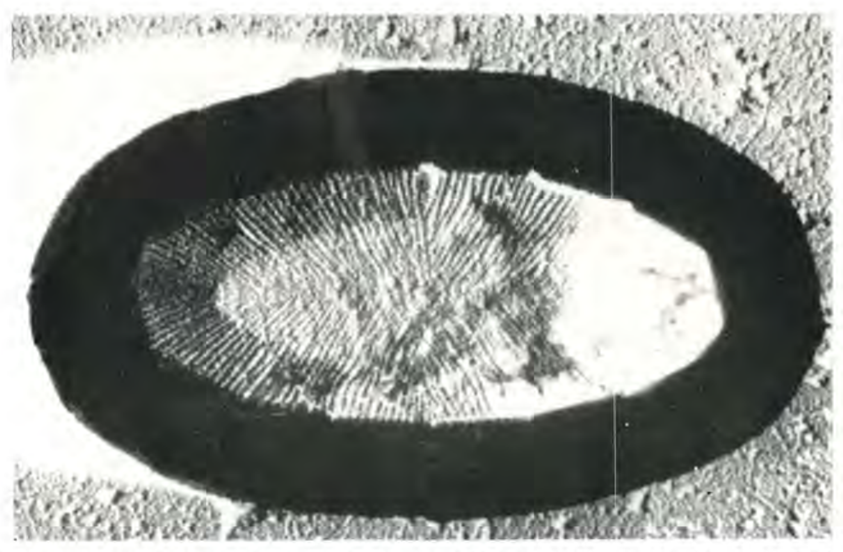


Abb. 15. Die Heterococcolithen sind distal an Zelluloseschuppen angeheftet. Nach Manton und Leedale

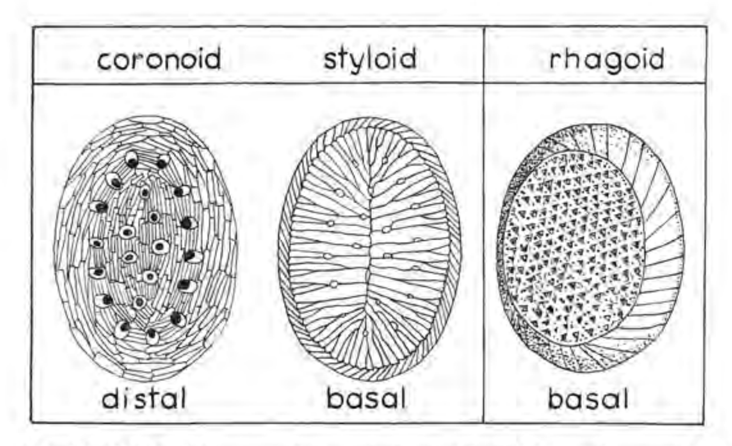
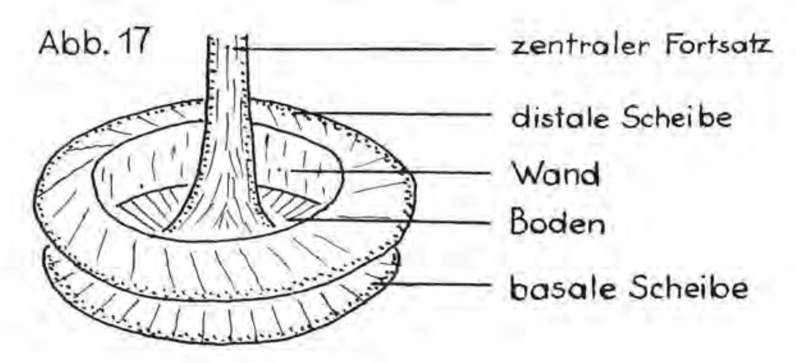


Abb. 16. Viele Heterococcolithen sind wie die Zelluloseschuppen distal konzentrisch und basal radial gestreift. Bei mesozoischen Heterococcolithen kommen hexagonal gestreifte Formen hinzu

Radialgestreift-konzentrisch aufgebaute Coccolithen sind bei den tertiären und den rezenten Coccosphären weit verbreitet. Nur bei den mesozoischen Coccolithen kommen andere hexagonale/trigonale (rhagoide) Strukturtypen hinzu, verursacht entweder durch anders strukturierte Zelluloseschuppen oder einfach dadurch, daß die Coccosphären noch nicht in der Lage waren, den Kalk genau nach dem Muster der Zelluloseschuppen abzulagern. So entstanden hexagonale/trigonale Typen, die mehr den Kristallisationseigenschaften des Kalzits als dem Bauplan der Zelluloseschuppen entsprachen (Abb. 16).

Im elektronenmikroskopischen Bild zeichnen sich aber die Heterococcolithen gegenüber den Zelluloseschuppen durch ihren größeren Formenreichtum aus. Ein fiktiver Heterococcolith, der fast alle architektonischen Teile der Heterococcolithen in sich vereint, kann als elliptischer bis zirkulärer Manschettenknopf mit zentralem Fortsatz beschrieben werden (Abb. 17). Er be-



steht wie ein Manschettenknopf aus einer basalen Scheibe, aus einer Wand und aus einer distalen Scheibe. Das Zentrum des Manschettenknopfes ist durchbohrt. Basal wird es von einem Boden verschlossen. Über dem Boden lagert eine brücken- oder kreuzförmige Zentralstruktur. Zentral – vom Boden oder von der Zentralstruktur aus – erhebt sich ein Zentralfortsatz.

Durch Weglassen einzelner Bauteile kann nun aus diesem fiktiven Coccolithen jeder Heterococcolithentyp konstruiert werden. Jeder Typ ist gewissermaßen nur ein Stück des fiktiven Heterococcolithen (Abb. 18).

Placolithen	Stelolithen	Zeugolithen	Rhagolithen
vollständige Caneolithen	Cyrtolithen	Dictyolithen	Goniolithen
unvollständige Caneolithen	Scapholithen	Podorhabdolithen	Ethmolithen

Abb. 17, 18. Coccolithen sind verkalkte Zelluloseschuppen. Nicht alle Teile werden immer verkalkt, so daß sich die meisten Coccolithentypen von einem vollständig verkalkten Ideal-Coccolithen mit entweder radial-konzentrisch aufgebauten Doppelplatten oder hexagonal aufgebauter Platte ableiten lassen. Abb. 17 zeigt einen solchen fiktiven Heterococcolithen. In Abb. 18 sind die einzelnen elektronenmikroskopisch definierten Coccolithentypen dargestellt

Bei den Placolithen (griech. plax, plakos = Platte, Tafel, Fläche, griech. lithos = Stein, Placolithen: synonym Tremalithen) fehlt nur der Zentralfortsatz. Sie sehen wie ein Manschettenknopf aus und bestehen aus einer basalen Scheibe, aus einer Wand (mehrteilig) und einer distalen Scheibe sowie z. T. einem radial gestreiften Boden oder einer brücken- oder kreuzförmigen Zentralstruktur (z. B. *Coccolithus* Schwarz).

Bei den vollständigen Caneolithen (griech. kaneon = aus Rohr geflochtener Korb, lithos = Stein) ist der Zentralfortsatz z. T. vorhanden. Nur die Scheiben sind so schmal ausgebildet, daß sie nur noch im Elektronenmikroskop sichtbar sind. Die Caneolithen bestehen aus einer schmalen basalen Scheibe, einer Wand, z. T. einer schmalen mittleren Scheibe, einer schmalen distalen Scheibe und einem radial gestreiften Boden mit oder ohne Zentralfortsatz (z. B. *Syracosphaera* Lohmann).

Bei den unvollständigen Caneolithen fällt die distale Scheibe weg. Sie werden nur noch aus einer schmalen basalen Scheibe, einer Wand und einem radial gestreiften Boden mit oder ohne Zentralfortsatz gebildet (z. B. *Ophiaster* Gran in Murray und Hjort).

Die Scapholithen (griech. skaphos = Kahn, lithos = Stein) sind dagegen unvollständige Caneolithen mit rhombischem (nicht elliptischem!) Umriß. Der Boden ist quer gestreift (z. B. *Calciosolenia* Gran in Murray und Hjort).

Bei den Cyrtolithen (griech. kyrtos = gewölbt, lithos = Stein) fallen die meisten Bauteile weg. Bei ihnen ist nur noch eine Scheibe und ein radial gestreifter, gewölbter Boden mit oder ohne Zentralfortsatz vorhanden (z. B. *Rhabdosphaera* Haeckel).

Bei den Diktyolithen (griech. diktyon = Netz, wie das Radnetz einer Spinne strukturiert, lithos = Stein) tritt dagegen nur noch eine Wand und ein basal radial sowie distal konzentrisch gestreifter Boden auf. Distale Scheibe, größere basale Scheibe und Zentralfortsatz fehlen hier (z. B. *Pontosphaera* Lohmann).

Die Rhagolithen (griech. rhagodes = traubenähnlich, Boden aus traubenähnlichen Grana, lithos = Stein) werden ähnlich wie die Diktyolithen aus einer Wand, einem schmalen, basalen, die Wand peripher nicht überstehenden Elementzyklus und einem Boden mit oder ohne Zentralfortsatz gebildet (keine distale Scheibe!). Sie zeigen aber im Unterschied zu diesen einen hexagonal/trigonal strukturierten, rhagoiden Boden (z. B. *Rhagodiscus* Reinhardt).

Die Goniolithen (griech. gonia = Winkel, Ecke, lithos = Stein) sind dagegen Rhagolithen mit pentagonaler (nicht elliptischer!) Wand und granulatem Boden (z. B. *Goniolithus* Deflandre).

Die Zeugolithen (griech. zeugos = Joch, lithos = Stein) werden ebenso aus einer Wand, einem schmalen, basalen, die Wand peripher nicht überstehenden Elementzyklus aufgebaut. Bei ihnen kommt aber immer noch eine brücken-, kreuz- oder speichenförmige Zentralstruktur mit oder ohne Zentralfortsatz hinzu. Ein Boden fehlt (z. B. *Zygodiscus* Bramlette und Sullivan).

Bei zwei weiteren Typen fehlt die Wand, basale und distale Scheibe liegen dadurch unmittelbar aufeinander.

Die Ethmolithen (griech. ethmos = Sieb, lithos = Stein) bestehen aus einer distalen Scheibe, z. T. einem inneren Elementzyklus und einem siebförmigen, hexagonal/trigonal strukturierten, rhagoiden Boden mit oder ohne Zentralfortsatz (z. B. *Cribrosphaerella* Deflandre).

Die Podorhabdolithen (griech. pons, podos = Fuß, rhabdos = Stab, lithos = Stein) sind ebenso aus einer basalen und einer distalen Scheibe sowie z. T. einem inneren Elementzyklus gebildet. Eine brücken-, kreuz- oder speichenförmige Zentralstruktur mit oder ohne Zentralfortsatz kommt hinzu. Ein Boden fehlt meist (z. B. *Podorhabdus* Noël).

Abweichend von all diesen Typen haben die Stelolithen (griech. stele = emporstehende Säule, lithos = Stein) einen ganz besonderen Bauplan. Die Wand des „Manschettenknopfes mit Zentralfortsatz" ist als hohe Säule ausgebildet. Basale und distale Scheibe fehlen zum Teil. Der „Zentralfortsatz" ist oft als distaler Stachel entwickelt. Ein Boden ist teilweise vorhanden (z. B. *Fasciculithus* Bramlette und Sullivan).

So werden nach ihrem räumlichen Bau 12 Heterococcolithentypen unterschieden.

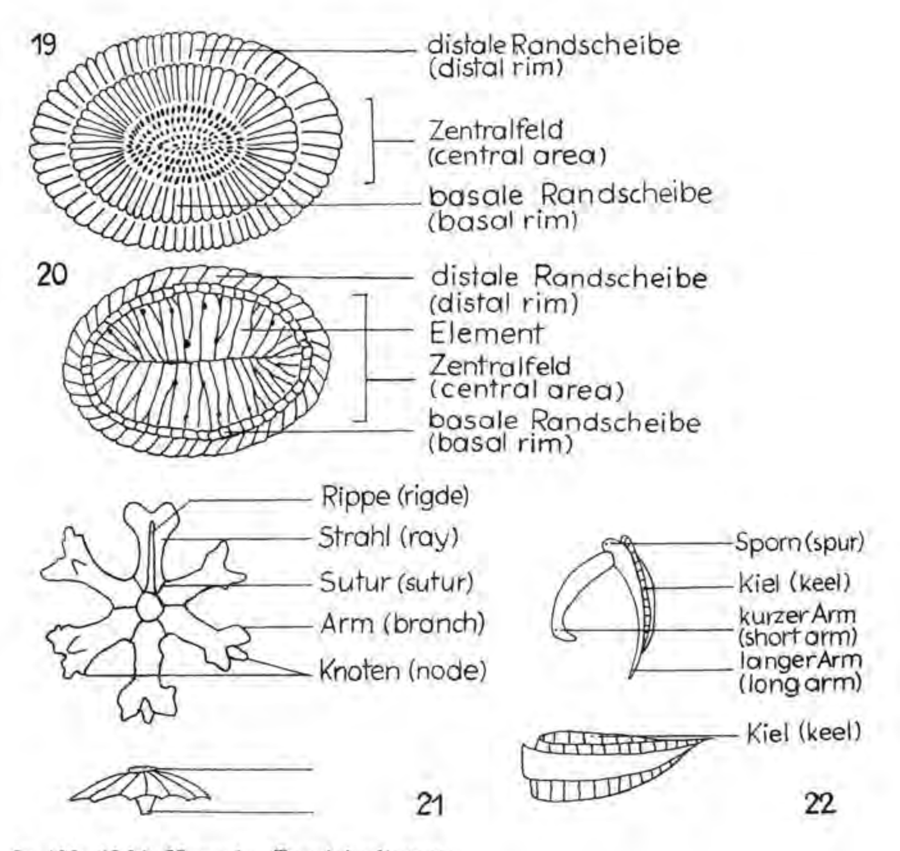
Mit dem Durchlicht-Elektronenmikroskop wird aber oft kein eindeutiges räumliches Bild von den Coccolithen erhalten. Es ist dann z. T. schwer, die einzelnen Bauteile als Wand oder Scheibe anzusprechen, und so hat sich eine allgemeine Terminologie eingebürgert, die nichts über die räumliche Erstreckung der betreffenden Teile aussagt (Abb. 19, 20).

Ein Mikrokristall wird dabei als Element (element), ein Mikrokristallring als Elementzyklus (element cycle) bezeichnet. Jeder periphere Elementzyklus, gleich ob Wand, Scheibe oder schmaler, die Wand nicht peripher überstehender Elementzyklus, heißt „rim" (Halldal und Markali 1955) oder Randscheibe. Das von einer Randscheibe umschlossene Feld wird Zentralfeld (central area) genannt.

Holococcolithen. Die Holococcolithen bestehen aus einheitlich geformten Mikrokristallen und werden nach ihrer meist schon im Lichtmikroskop sichtbaren Gestalt eingeteilt. Dabei unterscheidet man nach ihrem lichtmikroskopischen Bild, wie auf Seite 21 ausgeführt wird, Discolithen, Rhabdolithen, Zygolithen und Calyptrolithen.

Pentalithen. Bei den Pentalithen und ähnlichen Coccolithen wird jede einheitlich orientierte Kristallplatte als Segment bezeichnet.

Asterolithen (Abb. 21). Bei den sternförmigen Asterolithen wird die konvexe Seite als distal, die konkave als basal bezeichnet. Ihre Strahlen sind längs Suturen (sutures) im Zentrum zusammengewachsen. Sie können sich in Arme (branchs) aufgabeln oder in Knoten (nodes) verdicken. Auf der distalen Seite werden z. T. die Strahlen durch eine median liegende Rippe (ridge) verstärkt. Zentral kann distal ein Knoten auftreten.



In Abb. 19 bis 22 werden Termini erläutert:
für Heterococcolithen in Abb. 19 und 20,
für Asterolithen in Abb. 21,
für Ceratolithen in Abb. 22. Nach Perch-Nielsen

Ceratolithen (Abb. 22). Die Ceratolithen sind große hufeisenförmige (horseshoe shaped) Coccolithen mit einem längeren (long arm) und einem kürzeren Arm (short arm). Der längere Arm übersteht z. T. den kürzeren im Boden als Sporn (spur). Teilweise ist auf den Flachseiten des Ceratolithen ein Kiel (keel) entwickelt.

Im Lichtmikroskop verschwimmt nun der im Elektronenmikroskop sichtbare Formenreichtum. Während *Pentalithen*, *Asterolithen*, *Ceratolithen*, *Microrhabdulithen*, *Placolithen*, *Scapholithen* und *Stelolithen* noch klar erkennbar sind, können andere Bautypen nicht mehr unterschieden werden. Sie werden

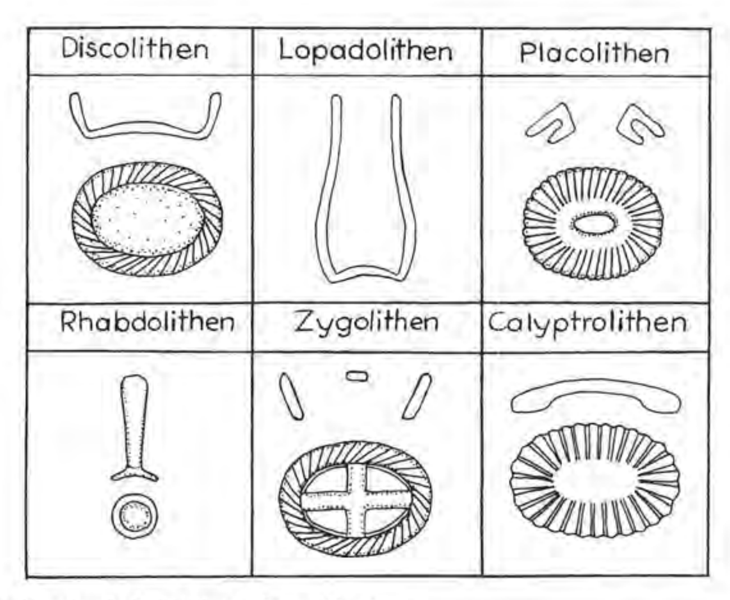


Abb. 23. Lichtmikroskopisch definierte Coccolithentypen

daher in groben heterogenen Einheiten zusammengefaßt, die nach ihrem lichtmikroskopischen Bild wie folgt definiert werden (Abb. 23).

Discolithen sind schüssel- oder napfförmige Coccolithen mit elliptischem, polygonalem oder selten zirkulärem Umriß (d. h. also Caneolithen, Diktyolithen, Rhagolithen und Ethmolithen, alle ohne Zentralfortsatz und napfförmigen Holococcolithen).

Lopadolithen sind becherförmige Coccolithen mit hohem Rand (das sind besonders ausgebildete Diktyolithen).

Calyptrolithen sind mützenförmige Coccolithen (mützenförmige Holococcolithen und Cyrtolithen).

Zygolithen sind Ringe, deren Innenraum von einer Brücke, einem Kreuz oder Speichen überspannt wird (Zeugolithen, Diktyolithen mit großen Öffnungen im Boden und zygolithische Holococcolithen).

Rhabdolithen sind Coccolithen mit Zentralfortsatz (d. h. also Caneolithen, Cyrtolithen, Rhagolithen, Ethmolithen, Podorhabdolithen und stabtragende Holococcolithen, alle mit Zentralfortsatz).

4. Physiologie

4.1. Bildung der Zelluloseschuppen und der Coccolithen

Die Entstehung der Zelluloseschuppen ist von Manton und Leedale (1963, 1969) im Zellinneren beobachtet worden. Damit wurde zum erstenmal überhaupt ein intrazellulärer Syntheseweg von Zellulose beschrieben (Brown u. a. 1969). Die Zelluloseschuppen werden innerhalb der Zisternen der Dictyosome gebildet und in Blasen, typischen Golgi-Vesikeln, durch einen Membranflußmechanismus ausgeschieden (Abb. 24). Dabei blähen sich die Zisternen der Golgi-Apparate oder Dictyosome an einer Seite um eine Schuppe auf. Es entstehen blasenförmige Strukturen, die Golgi-Vesikeln. Diese lösen sich von den Zisternen ab und transportieren dann die Zelluloseschuppen durch das Cytoplasma zum Plasmalemma (Abb. 25). Die Blasen (Vesikeln) haben eine Membran, die der äußeren Plasmahaut (Plasmalemma) ähnlich ist, und so können sich die Blasen (Vesikeln), nachdem sie sich geöffnet haben, mit dem Plasmalemma vereinigen. Dabei werden die Zelluloseschuppen ausgeschieden. Sie liegen danach in verschiedenen Schichten über dem Plasmalemma.

Größere Zelluloseschuppen sind die Basis für entstehende *Heterococcolithen*. Sie werden nicht direkt in den Zisternen der Dictyosome, sondern in besonders großen T-förmigen Zisternen gebildet. Diese lösen sich als Blasen (Vesikeln) ab und wandern durch das Cytoplasma zur äußeren Plasmahaut (Plasmalemma) (Abb. 26, 27). Die Geschwindigkeit der Coccolithenbildung ist dabei direkt von der Stärke der Photosynthese abhängig (Paasche 1962). Das erste Karbonat wird auf dem Rand einer großen Zelluloseschuppe ausgeschieden. Nach lichtmikroskopischem Bild formt das Karbonat zuerst einen zarten, gewöhnlich unvollständigen Kalkring (Abb. 25). In einem späteren Stadium ist der Ring beträchtlich dicker, hat aber noch 1 bis 2 Lücken. Gelegentlich findet man schon in diesem Stadium eine zeugoide Querbrücke. Danach wird der Ring vervollständigt, nach außen wachsen die Scheiben und nach innen der Boden. Dabei umhüllt eine Blase, eine Golgi-Vesikel, den entstehenden

---

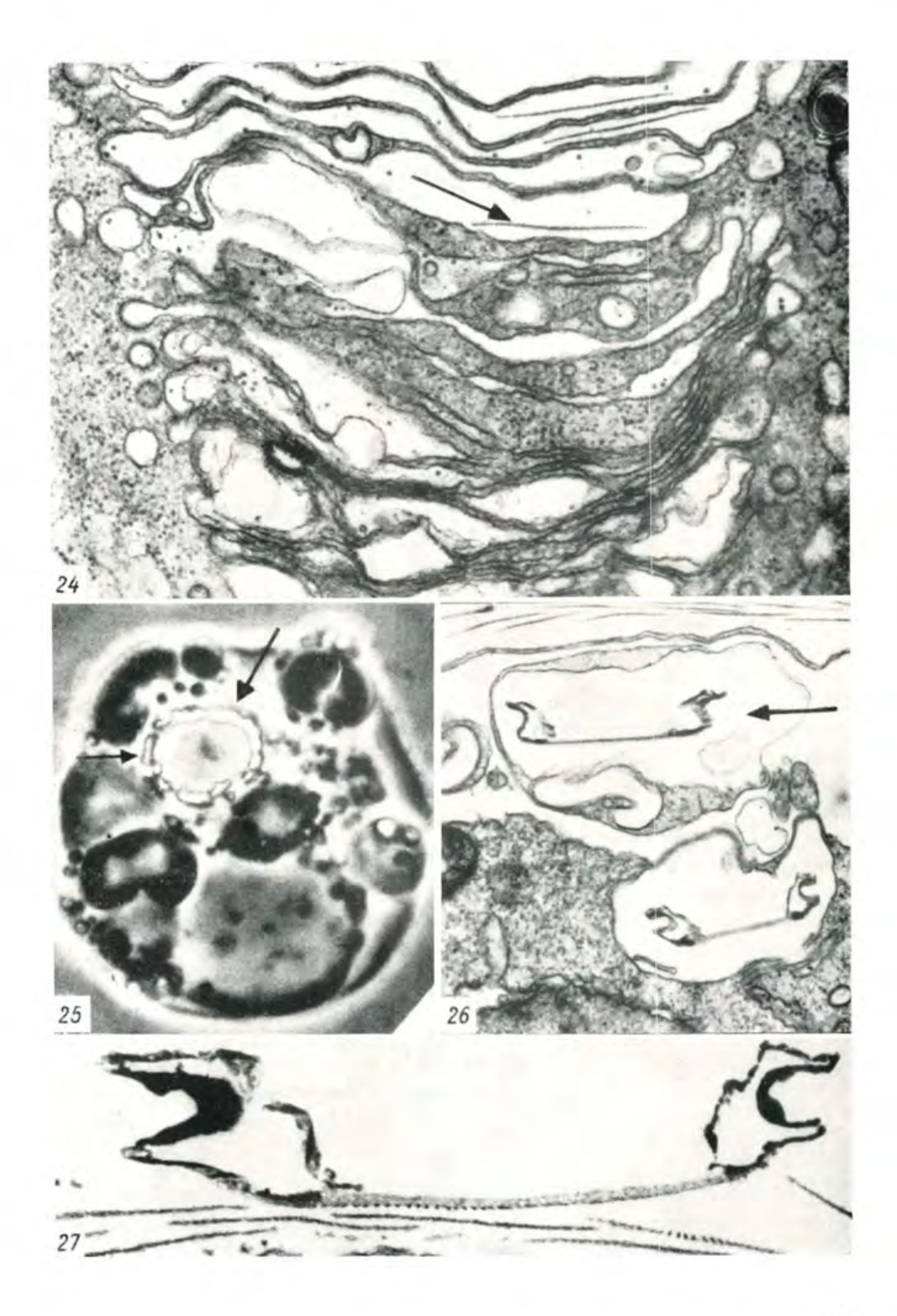
Abb. 24 bis 27. Zelluloseschuppen- und Coccolithenbildung im Golgi-Apparat und den Golgi-Vesikeln (Blasen) im Inneren der Zelle. Nach Manton und Leedale

Abb. 24. Golgi-Apparat im Querschnitt. Die Zisternen enthalten Zelluloseschuppen (Pfeil), elektronenmikroskopisches Bild

Abb. 25. Coccolithenzelle im Lichtmikroskop. Am Rande einer Zelluloseschuppe bildet sich eine ringförmige Coccolithe (Pfeil)

Abb. 26. Zelluloseschuppen und Coccolithen (Pfeil) werden in Blasen (Vesikeln) zur Zelloberfläche transportiert. Querschnitt durch Blasen mit Coccolithen

Abb. 27. An der Zelloberfläche platzen die Blasen auf. Wie der elektronenmikroskopische Schnitt zeigt, bilden Zelluloseschuppen (unten) und Coccolithen (oben) eine Hülle um die Zelle


24
25
26
27

Heterococcolithen vollständig und formt z. T. mit ihrer Membran die Gestalt des werdenden Heterococcolithen vor und scheidet weiteres Karbonat ab. Die Golgi-Vesikeln wandern zur Zelloberfläche, öffnen sich und vereinigen sich mit dem Plasmalemma. Dabei werden die Heterococcolithen und die ihnen basal angehefteten großen Zelluloseschuppen frei. Sie setzen an der Zelloberfläche über dem Plasmalemma und verschiedenen Lagen Zelluloseschuppen eine Hülle zusammen.

Während die Heterococcolithen so zusammen mit den Zelluloseschuppen intrazellulär gebildet und mineralisiert werden, verkalken die Holococcolithen außerhalb der Zelle (Manton und Leedale 1963). Dies erklärt ihren einfachen Feinbau.

4.2. Ernährung

Die Coccolithen werden in direkter Abhängigkeit von der Photosynthese der Coccosphärenzelle gebildet. Photosynthese ist die Haupternährungsart der Coccosphärenzelle. Dabei werden aus Kohlendioxyd und Wasser neben Sauerstoff Kohlenstoffverbindungen produziert. Etwa 20 bis 30% der gebildeten Substanzen gehen später bei der Respiration der Alge wieder verloren. Die Coccosphäre gewinnt dabei Energie. Die verbleibenden 70 bis 80% werden in die Coccosphärenzelle eingebaut, die damit das erste Glied in der Nahrungskette im Meer bildet.

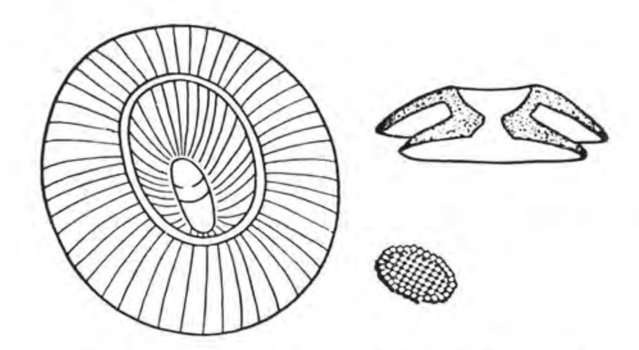
So ernähren sich die Coccosphären hauptsächlich autotroph. Doch gedeihen sie, wie zu erwarten wäre, in bakterienfreien Reinkulturen in reinen Minerallösungen nicht. Sie benötigen organische Zusatzstoffe, für deren Erzeugung offenbar im Syntheseapparat der Coccosphärenzelle eine Lücke besteht. Das sind vor allem Vitamine und unter diesen besonders das Vitamin B_{12} (Provasoli 1958).

Außerdem ist teilweise heterotrophe Ernährung erwogen worden. Bernard (1949) fand *Oolithotus fragilis* (Lohmann) in Tiefen zwischen 1000 und 4000 m im Ozean z. T. häufig. Er schloß daraus auf eine teilweise heterotrophe Ernährung dieser Art. Eine solche haben Parke und Adams (1960) bei den Schwärmern von *Coccolithus pelagicus* (Wallich) direkt nachgewiesen. Während die Ruhestadien dieser Art keinerlei Einschlüsse enthielten, fanden Parke und Adams (1960) bei den Schwärmern im Zellinneren häufig aufgenommene geformte Nahrung. So kann die Ernährung in den verschiedenen Stadien des Lebenszyklus einer Coccosphäre durchaus unterschiedlich teils autotroph, teils heterotroph oder beides gemeinsam sein.

4.3. Lebenszyklus

Der Lebenszyklus der Coccosphären ist bisher nur bei wenigen Gattungen in Kulturversuchen beobachtet worden. Diese sind *Ochrosphaera* Schußnig, *Coccolithus* Schwarz, *Hymenomonas* Stein und *Pleurochrysis* Pringsheim. Dabei konnten bisher drei Typen unterschieden werden:

Abb. 28. Lebenszyklus von *Coccolithus pelagicus.* Die Abbildung zeigt die unterschiedlichen Coccolithen des Schwärmers und des Ruhestadiums. Nach von Stosch



1. *Coccolithus-pelagicus*-Typ: Schwärmer mit Holococcolithen, unbewegliches Stadium als Coccosphäre mit Placolithen (Abb. 28).
2. *Hymenomonas-carterae*-Typ: Schwärmer und Ruhestadium mit Heterococcolithen, seltener als thaloides Stadium eine fadenförmige Alge (Abb. 29).
3. *Ochrosphaera-neapolitana*-Typ: Vegetative Fortpflanzung mit Schwärmern und Ruhestadium sowie sexuelle Fortpflanzung mit Gameten und Zygote (Abb. 30).

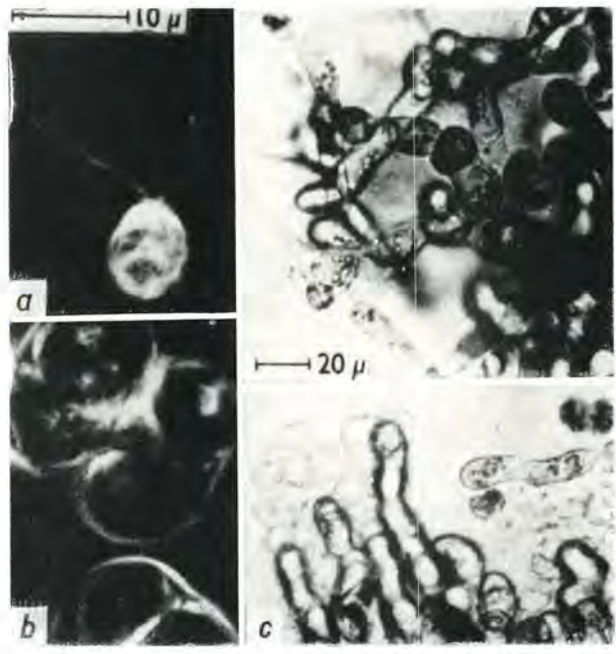


Abb. 29. Lebenszyklus von *Hymenomonas carterae* und *Pleurochysis scherffelii.* a) Schwärmer, b) Tetraden, c) Apistonema-Stadium. Nach Parke

Der Lebenszyklus von *Coccolithus pelagicus* (Wallich) ist von Parke und Adams beschrieben worden (Abb. 28). Die z. T. heterotrophen Schwärmer mit einer Hülle aus Holococcolithen pflanzen sich durch ein- oder mehrfache Teilung innerhalb der Mutterzellhülle fort. Danach verlassen die 2, 3 oder 4 nackten Tochterzellen die Mutterzellhülle und produzieren je eine neue Hülle. Nach 5 bis 6 Wochen hören die Schwärmer auf umherzuschwimmen, verlieren ihre Geißeln und setzen sich als dunkelolivbraune Schicht am Boden ab. Die unbeweglichen Zellen werden größer und beginnen ganz anders geartete, komplizierte Placolithen zu bilden. Sie teilen sich später in 2 bis 4 Tochterzellen. Aus ihnen schlüpft nach dem Abwerfen eines Placolithen eine nackte, dem Schwärmer ähnliche Zelle aus. Der Zyklus beginnt von vorn.

Bei *Hymenomonas carterae* (Braarud und Fagerland) pflanzen sich die Schwärmer mit Cricolithen durch Teilung fort (Abb. 29). Nach einiger Zeit hören sie auf umherzuschwimmen und verlieren ihre Geißeln. Die unbeweglichen Zellen teilen sich ein- oder zweimal und bilden Tetraden. Durch weitere Teilung können Zellreihen und verzweigte Fäden entstehen, die bisher als *Apistonema* bekannt waren (v. Stosch 1955).

Bei *Pleurochrysis scherffelii* Pringsheim bleiben die sessilen Tochterzellen nach einfacher oder doppelter Teilung zusammen. Sie sind von einer verschleimten Mutterzellhülle umgeben und innerhalb derselben einzeln umhäutet (Pringsheim). Aus diesen palmellenartigen Gruppen wachsen unregelmäßig kurze Fäden heraus. In Reinkultur wurden zuweilen Schwärmer mit zwei gleichlangen Geißeln beobachtet, die an die Zellen von Coccosphären erinnern (Pringsheim 1955).

Bei *Ochrosphaera neapolitana* Schussnig (Abb. 30) hören die Schwärmer

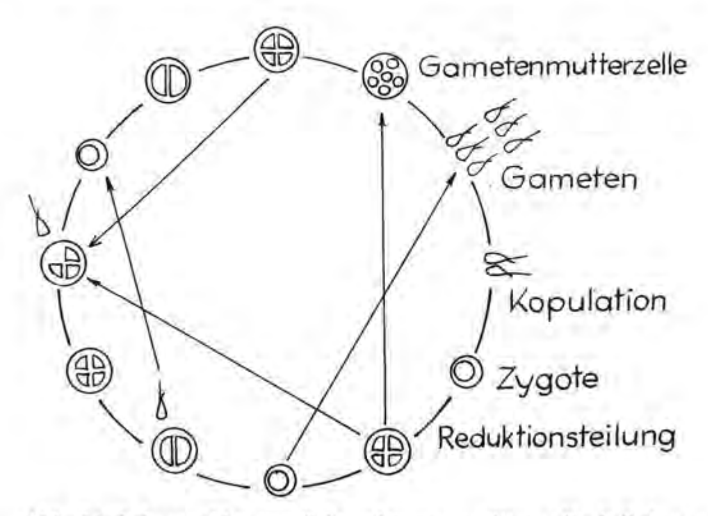


Abb. 30. Lebenszyklus von *Ochrosphaera neapolitana*. Nach Schwarz

nach einiger Zeit auf umherzuschwimmen und wandeln sich in unbewegliche Zellen um. Sie bilden einen braungelben Überzug an der Wasseroberfläche und vermehren sich dauernd. Dabei teilen sich die Mutterzellen ein- bis zweimal innerhalb ihrer Hüllen in 2 bis 4 Tochterzellen. Diese schlüpfen aus der alten Mutterzellhülle aus und produzieren später je eine neue Hülle. Die leeren Mutterhüllen fallen zu Boden. Manchmal aber teilen sich die unbeweglichen Zellen nur in 2 Tochterzellen. Eine davon verläßt als Schwärmer die Hülle, während die zweite unbeweglich bleibt, sich vergrößert und bald die ganze Mutterhülle einnimmt.

Neben dieser vegetativen Fortpflanzung tritt noch besonders im Herbst eine sexuelle auf. Alle unbeweglichen Zellen treten gleichzeitig in Gametenbildung. Sie teilen sich in der Mutterzelle in 4 bis 6 Tochterzellen und diese verlassen begeißelt als Gameten die Mutterhülle. Während sich ihr größerer Teil pathogenetisch durch Verlust der Geißel zu unbeweglichen Zellen entwickelt, legt sich der kleinere Teil paarweise aneinander und verschmilzt. Die entstehende Zygote ist immer unbegeißelt. Sie ist diploid. Danach erfolgt eine Reduktionsteilung (Schwarz 1932).

Der Lebenszyklus der anderen Coccosphärenarten ist zwar bisher noch unbekannt. Doch kann aus den wenigen bekannten Zyklen vielleicht schon geschlossen werden, daß der Lebenszyklus von der Ökologie abhängig ist. Die littorale Art *Hymenomonas carterae* (Braarud und Fagerland) z. B. wechselt zwischen einem fadenförmigen und einem flagellatenartigen Stadium. Die pelagische Art *Coccolithus pelagicus* (Wallich) besitzt dagegen ein Schwärmer- und ein zystenartiges Ruhestadium.

5. Ökologie

Die Coccosphären bewohnen fast ausschließlich die euphotische (durchleuchtete) Zone im offenen Meer und bilden hier zusammen mit den Dinoflagellaten und Diatomeen einen Hauptbestandteil des Phytoplanktons (Abb. 31). Die meisten Arten leben dabei in tropischen bis subtropischen Meeren niederer Breiten. In höheren Breiten treten sie mit geringer Artenzahl, dafür aber um so individuenreicher auf. 35 Millionen Zellen je Liter fand Braarud von *Gephyrocapsa huxleyi* (Lohmann) im Oslofjord. Diese Verbreitung der lebenden



Abb 31. Die Coccosphären (weißes Feld) bilden einen Hauptbestandteil des Phytoplanktons im Meer. Das Bild zeigt ein Beispiel der quantitativen Verteilung aus dem äquatorialen Atlantik nach Teixeira und Tundisi

Coccosphärenarten ist hauptsächlich von Licht, Temperatur und Salinität abhängig.

5.1. Licht

Die Coccosphären sind photosynthetisierende Algen und erreichen deshalb ihre größte Häufigkeit in der durchleuchteten Wasserschicht des Meeres. Sie sind hauptsächlich nur auf die obersten hundert bis hundertfünfzig Meter des Ozeans beschränkt. Darunter geht ihre Zahl fast ganz zurück. Doch hat man auch in großen Tiefen zwischen 2000 bis 5000 m noch Coccosphären gefunden, die sich hier heterotroph (?) ernähren. In den Tropen und Subtropen erreichen sie in einer Tiefe von etwa 50 m ihre größte Häufigkeit, während sie in den gemäßigten Breiten zwischen 10 und 20 m Wassertiefe in höchster Konzentration auftreten.

5.2. Temperatur

In den gegenwärtigen Weltmeeren können drei Wasserschichten unterschieden werden; eine von der Jahreszeit abhängige Schicht mit größten Temperaturschwankungen, eine ständige Thermokline mit allmählichen Temperaturänderungen und eine Tiefenwasserschicht. Die Coccosphären leben oberhalb der permanenten Thermokline und unterliegen deshalb starken jahreszeitlichen Temperaturschwankungen. Die meisten Arten können diesen nicht widerstehen und zeigen jahreszeitliche Häufigkeitsänderungen.

Als Beispiel dafür sollen die Verhältnisse bei den Bermudas dienen (nach Beers, in McIntyre und Bé 1967). Die Flora wird hier durch das Vorherrschen weniger Arten (Abb. 32) und durch eine größere Anzahl von Arten mit einer Häufigkeit von weniger als 25% (Abb. 33) charakterisiert. Jedes Jahr erreicht die tropische *Umbellosphaera irregularis* Paasche in den heißesten Monaten Juli und August ihr Häufigkeitsmaximum. *Umbellosphaera tenuis* (Kamptner) bevorzugt etwas kälteres Wasser, setzt daher früher im April ein und später im Dezember aus und findet sich schon im Mai und Juni in höchster Konzentration. Andere subtropische Arten wie *Rhabdosphaera clavigera* Murray und Blackman, *Rhabdosphaera stylifera* Lohmann und *Discosphaera tubifera* (Murray und Blackman) erreichen jährlich 2 Maxima, eins im Frühjahr und eins im Herbst.

Daraus ergibt sich eine klare Korrelation von Temperatur, Verbreitung und Häufigkeit einer Coccosphärenart. Das bedingt wiederum ihre unterschiedliche biogeographische Verbreitung. Die Arten sind deutlich an bestimmte Klimazonen und geographische Breitenlagen, wie McIntyre und Bé (1967) sowie McIntyre, Bé und Roche (1970) im Atlantischen und Pazifischen Ozean in ausgezeichneter Weise zeigen konnten, gebunden.

Auf die 10 vorherrschenden Arten sei hier nach McIntyre und Bé (1967) sowie McIntyre, Bé und Roche (1970) eingegangen:

Die am weitesten in den heutigen Ozeanen verbreitete Art ist *Gephyrocapsa huxleyi* (Lohmann). Sie verträgt von allen Coccosphären die größten Tem-

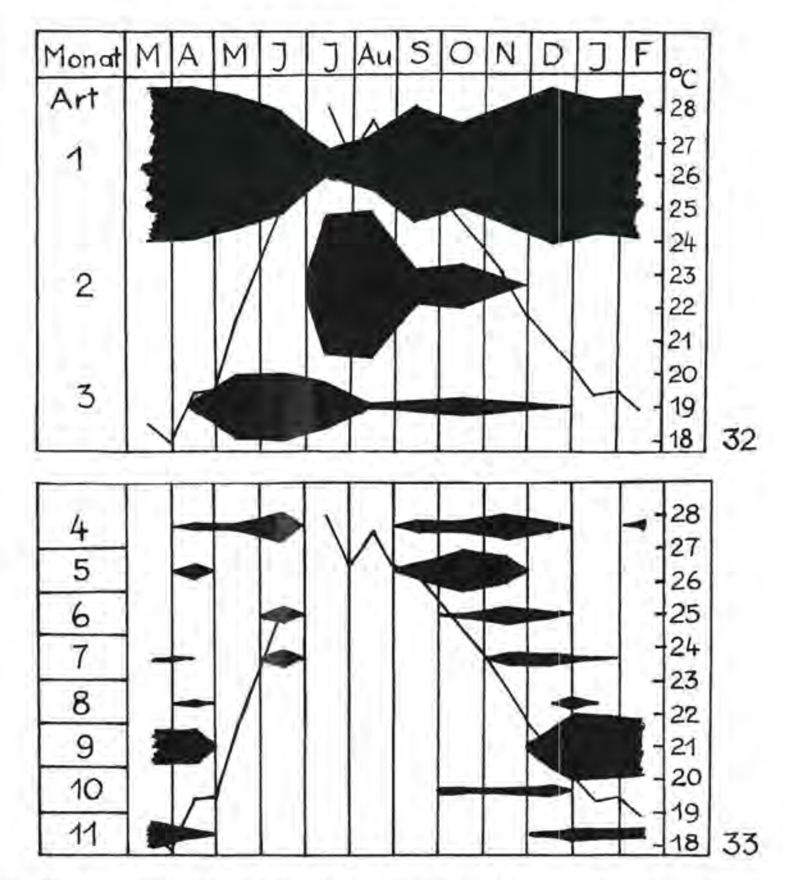


Abb. 32 und 33. Die Coccosphären sind stark temperaturabhängig. Dies bewirkt eine in Abb. 32 und 33 nach McIntyre und Bé dargestellte jahreszeitliche Häufigkeitsänderung der Coccosphären-Arten. Als Beispiel dienen Proben aus dem Oberflächenwasser der Bermudas.

1. *Gephyrocapsa huxleyi*, 2. *Umbellosphaera irregularis*, 3. *Umbellosphaera tenuis*, 4. *Discosphaera tubifera*, 5. *Rhabdosphaera clavigera*, 6. *Umbilicosphaera hulburtiana*, 7. *Umbilicosphaera ? leptopora*, 8. *Gephyrocapsa oceanica*, 9. *Gephyrocapsa ericsonii*, 10. *Helicosphaera carteri*, 11. *Umbilicosphaera mirabilis*

peraturschwankungen. Ihre biogeographischen Grenzen in Subantarktik und Subarktik stimmen deshalb mit denjenigen aller Coccosphären überhaupt überein. Trotzdem kann man sie auf Grund ihrer Varianten zur Temperaturbestimmung benutzen.

Besser eignen sich allerdings *Coccolithus pelagicus* (Wallich) und *Umbellosphaera irregularis* Paasche dazu. Sie stehen an den entgegengesetzten Enden



Abb. 34 und 35. Die biogeographischen Grenzen der einzelnen Coccosphären-Arten stimmen weitestgehend mit den Isothermalen der Wasseroberfläche überein. Sie eignen sich bestens als Temperaturindikatoren. Abb. 34 und 35 zeigen die Verbreitung von *Cocoolithus pelagicus* (punktiert) und *Umbellosphaera irregularis* (schraffiert) als Beispiel dafür im Atlantischen und Pazifischen Ozean. Nach McIntyre und Bé sowie McIntyre, Bé und Roche

des Temperaturspektrums und charakterisieren subpolare *(Coccolithus pelagicus)* bzw. tropische Wassermassen *(Umbellosphaera irregularis)* (Abb. 34, 35).

Coccolithus pelagicus (Wallich) ist rezent nur auf den Nordatlantik und den Nordpazifik beschränkt und tritt hier bei einer Temperatur von 6 bis 14 °C auf. Ihre höchste Konzentration erreicht die Art zwischen 9 und 12 °C.

Der tropische Charakter von *Umbellosphaera irregularis* Paasche zeigt die Konzentration dieser Art rund um den Wärmeäquator im Pazifik, parallel 8° N Breite. Ihre biogeographischen Grenzen stimmen z. T. mit der Grenze Tropen/Subtropen überein.

Umbellosphaera tenuis (Kamptner) verträgt auch noch warmes subtropisches Wasser und kommt deshalb auch noch weiter polwärts als *Umbellosphaera irregularis* Paasche vor.

Die besten Anzeiger subtropischer Meeresteile sind allerdings *Discosphaera tubifera* (Murray und Blackman), *Rhabdosphaera clavigera* Murray und Blackman und *Rhabdosphaera stylifera* Lohmann. Sie fehlen im tropischen, äquatorialen Ozean.

Auch die verschiedenen *Gephyrocapsa*-Arten und Formen von *Umbilicosphaera? leptopora* (Murray und Blackman) sind stark temperaturabhängig. Alle drei *Gephyrocapsa*-Arten, *G. oceanica* Kamptner, *G. ericsonii* McIntyre und Bé sowie *G. caribbeanica* Hay und Boudreaux, kommen in tropischen Meeren vor, dabei überwiegt *G. oceanica*. In den kälteren subtropischen Meeresteilen fällt zuerst *Gephyrocapsa oceanica* Kamptner aus, dann folgt *Gephyrocapsa ericsonii* McIntyre und Bé in gemäßigten Breiten, so daß in subpolaren Gebieten nur noch *Gephyrocapsa caribbeanica* Hay und Boudreaux vorhanden ist.

Während die weltweit verbreiteten *Umbilicosphaera? leptopora* (Murray und Blackman)-Formen mit durchschnittlich 20 Randblättchen in subpolaren Meeren ihre höchste Konzentration erreichen, kommen *U.?-leptopora*-Formen mit durchschnittlich 30 Randblättchen nur, zwar selten, in tropischen und warmen subtropischen Ozeanen vor.

Nach der Verbreitung dieser Arten und Varietäten können im Atlantischen und Pazifischen Ozean 4 Florenzonen unterschieden werden:

1. Oberflächenwasser zwischen 0 und 6 °C werden durch eine Monoflora von *Gephyrocapsa huxleyi* (Lohmann) charakterisiert.
2. Mit steigender Temperatur wächst die Zahl der Arten. Für Wassermassen zwischen 6 und 14 °C sind *Gephyrocapsa caribbeanica* Hay und Boudreaux, *Umbilicosphaera? leptopora* (Murray und Blackman) mit durchschnittlich 20 Randblättchen und *Coccolithus pelagicus* (Wallich) typisch.
3. Das Hinzukommen von *Gephyrocapsa ericsonii* McIntyre und Bé, *Rhabdosphaera stylifera* Lohmann, *Rhabdosphaera clavigera* Murray und Blackman, *Discosphaera tubifera* (Murray und Blackman) und *Umbellosphaera tenuis* (Kamptner) diagnostiziert Wassertemperaturen zwischen 14 und 21 °C.
4. Bei Temperaturen über 29 °C treten fast ausschließlich nur noch *Umbello-*

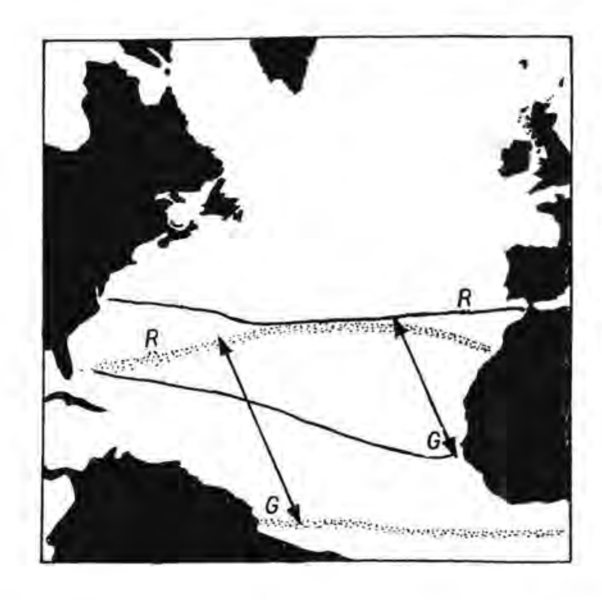


Abb. 36. Auch als Paläotemperatur-Indikatoren eignen sich Coccosphären ausgezeichnet. Das Bild zeigt die Verlagerung der biogeographischen Grenzen von *Coccolithus pelagicus* (schwarze Linie) und *Umbellosphaera irregularis* (Punkte) um 15 Breitengrade nach S während der Würm-Eiszeit (Wisconsin). R Rezent, G Würm. Nach McIntyre

sphaera irregularis Paasche, *Gephyrocapsa oceanica* Kamptner und *Gephyrocapsa huxleyi* (Lohmann) auf.

hnliche temperaturabhängige Gemeinschaften kommen auch in der geologischen Vergangenheit vor und sind hier als Paläotemperaturindikatoren besonders wertvoll. So berichtete z. B. McIntyre (1967) über die biogeographische Verbreitung von fünf Arten während des Mittleren Wisconsin (Würm, Pleistozän) im Atlantischen Ozean und konnte mit Hilfe der biogeographischen Grenzen der Arten eine Verlagerung der Oberflächenisothermalen des Atlantiks während der Würmeiszeit um 15 Breitengrade nach Süden nachweisen (Abb. 36).

5.3. Salinität

Außer der Temperatur ist der Salzgehalt wohl ein ökologischer Hauptparameter für die in der euphotischen Zone des Meeres lebenden Coccosphären. Doch sind darüber bisher nur wenige Untersuchungen angestellt worden. Allgemein kann gesagt werden, daß es sich bei den Coccosphären meist um hochmarine Formen handelt, die sich bei einem Salzgehalt zwischen 2,5 und 3,8% gut entwickeln. Nur *Gephycrocapsa huxleyi* (Lohmann) und die littorale Art *Hymenomonas carterae* (Braarud und Fagerland) vertragen größere Schwankungen des Salzgehaltes. Von ihnen ist aus Kulturversuchen von Braarud (1961) und Mjaaland bekannt, daß sie zwischen 1,7 bzw. 2,0% und 4,5% Salzgehalt gut wachsen. Auch kommt eine Süßwasserart, *Hymenomonas roscola* Stein, in Seen und Teichen vor.

6. Coccolithen aus geologischer Vorzeit

Nach dem Tode der Coccosphärenzelle sinken die kalkigen Skelettelemente (Coccolithen) zu Boden und bleiben hier erhalten oder zerfallen in einzelne gleichgroße Kalzitkörnchen, eine charakteristische Fraktion pelagischer Sedimente. So können die Sedimente der Ozeane die Gesamtflora über geologische Zeiträume hinweg aufbewahren und ermöglichen uns auch eine ausgezeichnete Kenntnis der fossilen Coccolithen.

6.1. Erhaltung

Dabei sind die Unterschiede zwischen der in einer Wassersäule vorhandenen Coccosphärengemeinschaft (Biocoenose) und der darunter abgelagerten Coccolithentodesgemeinschaft (Thanathocoenose) oft nur, wie McIntyre und Bé (1967) im Atlantischen Ozean nachweisen konnten, geringfügiger Art. Während sich Sedimentumlagerungen durch Strömungen und Vermischung der Sedimente über größere Flächen kaum auswirken, erfahren die Warmwasser-Arten durch Klimaverschlechterung seit dem Pleistozän in den Sedimenten ein weiteres, die Kaltwasserformen dagegen ein kleineres Verbreitungsgebiet als dieselben Arten im darüber befindlichen Meeresteil.

Anders ist es dagegen im Pazifischen Ozean (McIntyre, Bé und Roche 1970). Hier liegen große Teile des Ozeanbodens unter 4000 bis 5000 m. Das kalte Tiefenwasser enthält hier soviel CO_2, daß alle herabsinkenden kalkigen Coccolithen aufgelöst werden. Sie fehlen deshalb im Sediment.

Aber auch in den karbonathaltigen Sedimenten etwas flacherer Teile des Pazifiks (südlich 12 °N Breite mit Ausnahme des Zentralpazifiks) stimmt die Coccolithen-Todesgemeinschaft (Thanathocoenose) mit der in der darüberstehenden Wassersäule lebenden Coccosphärengemeinschaft (Biocoenose) nicht mehr überein. Eine geringe Sedimentierungsrate bewirkt dort, daß die einzelnen Coccolithen sehr lange an der Sedimentoberfläche liegen und hier zerstörenden bzw. lösenden biologischen und chemischen Prozessen ausgesetzt sind. Die Coccolithen werden dabei selektiv aufgelöst. Ihre Verbreitung zeigt dann mehr die geochemischen Bedingungen, während und nach ihrer Ablagerung an, als daß sie die einstige Biogeographie der Arten zu erkennen gibt.

Micheal (1969) spricht in diesem Sinne von einem Coccolithentest. Sind Coccolithen in tonigen Sedimenten gut erhalten, so kann eine Kalzitauflösung vom Zeitpunkt ihres Niedersinkens im damaligen Meeresbereich bis zum gegenwärtigen Zeitpunkt der Untersuchung ausgeschlossen werden.

6.2. Verbreitung

Die Coccolithen sind aus den marinen Sedimenten ab Ordovizium/Silur fraglich, sicher ab Rhät bis rezent bekannt und haben in ihrer Entwicklung eine progressive Tendenz genommen (A. H. Müller 1961).

Pliozän
Miozän
Oligoz.
Eozän
Paleoz.
Obere Kreide
Untere Kreide
Malm.
Dogger
Lias

Abb. 37. Verbreitung der Coccolithen-Arten in geologischer Vergangenheit. Nach Loeblich und Tappan gezeichnet

Abbildung 37 zeigt die Verbreitung von über tausend Coccolithenarten (und kalkiges Nannoplankton incertae sedis). Nachdem die Coccolithen mit ersten Vorläufern im Ordovizium/Silur (?) und dann mit zahlreichen Arten im Jura erscheinen, erreichen sie in der Oberen Kreide ihr erstes Maximum. Dann folgt eine scharfe Inzision an der Kreide/Tertiär-Grenze, der sich ein zweites Maximum im Oberen Eozän anschließt. Eine zweite Inzision tritt an der Grenze Oligozän/Miozän auf. Ein drittes schwächeres Maximum kommt an der Wende Miozän/Pliozän vor. Das absolute Maximum wird rezent erreicht. Insgesamt zeigt damit die Entwicklung der Formenmannigfaltigkeit der Coccolithen eine progressive Tendenz (A. H. Müller 1961).

6.3. Geologische Altersbestimmung mit Coccolithen

Bei dieser Entwicklung sind einige Gattungen durch eine sehr schnelle Evolution charakterisiert und eignen sich deshalb ausgezeichnet als geologische Uhr. Verbunden mit ihrer durch ihre planktonische Lebensweise bedingten weltweiten Verbreitung, kennzeichnet dies diese Coccolithen als ausgezeichnete Leitfossilien mit weltweitem Charakter (Abb. 38, 39, 40). Die an den gerade gezogenen Tiefseekernen sofort an Bord der Glomar Challenger durchgeführten geologischen Altersbestimmungen mariner Sedimente der Ozeane sind nur mit ihrer Hilfe möglich gewesen (Bukry und Bramlette 1969, Martini 1970).

Für das Tertiär ermöglichen die Coccolithen eine weltweite Feinkorrelation. Eine Altersgliederung mit 46 Coccolithenzonen wurde dafür erarbeitet

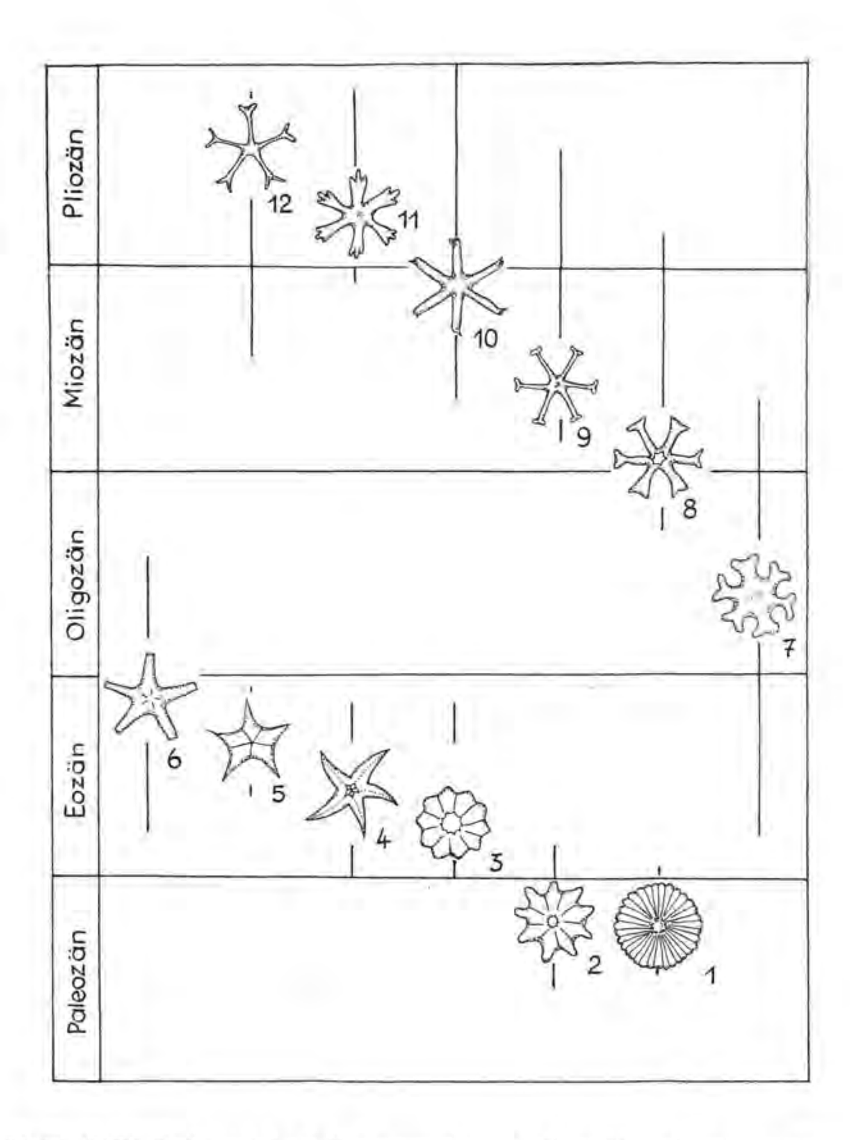


Abb. 38, 39, 40. Fossile Coccolithen liefern ausgezeichnete Leitfossilien mit weltweitem Charakter. Als Beispiele sollen dafür hier die Gattungen *Discoaster*, *Helicosphaera* (= *Helicopontosphaera*) und *Sphenolithus* dienen

Abb. 38. Verbreitung einiger *Discoaster*-Arten im Tertiär. In Anlehnung an Martini. 1. *Discoaster multiradiatus*, 2. *Discoaster nobilis*, 3. *Discoaster barbadiensis*, 4. *Discoaster lodoensis*, 5. *Discoaster sublodoensis*, 6. *Discoaster tani*, 7. *Discoaster deflandrei*, 8. *Discoaster variabilis*, 9. *Discoaster challengeri*, 10. *Discoaster brouweri*, 11. *Discoaster surculus*, 12. *Discoaster pentaradiatus*

(Abb. 38, 39, 40), die jede neben ihrem Namen eine Nummer trägt, so daß eine schnelle Datenübermittlung möglich ist.

Auch für die Kreide und den Jura liegen ähnliche, auf Coccolithen und verwandte Skelettelemente aufgebaute Gliederungen vor.

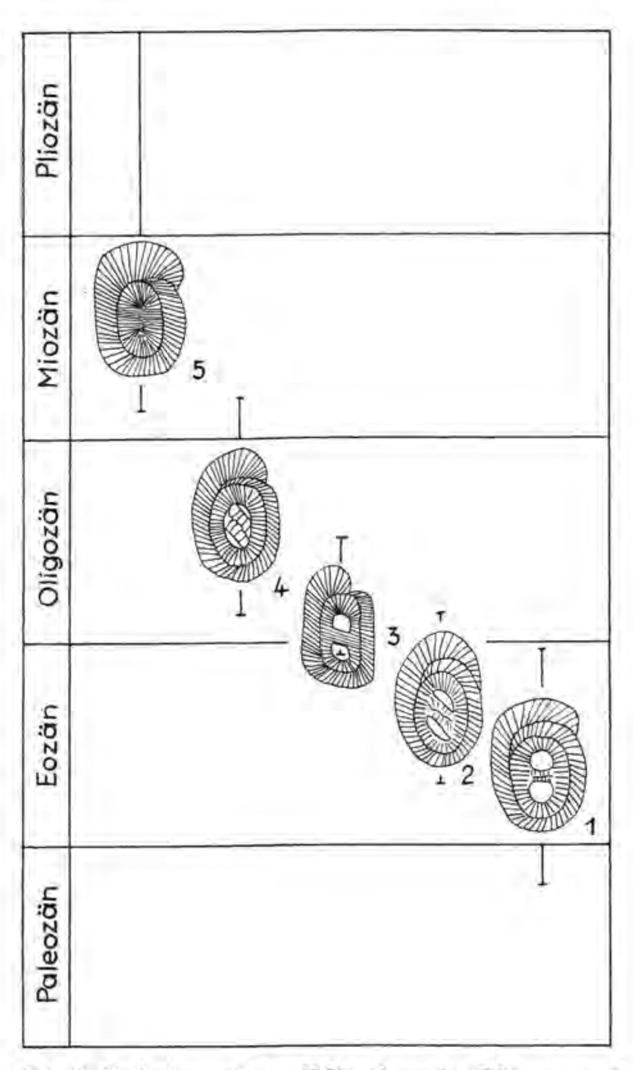


Abb. 39. Verbreitung einiger *Helicosphaera* (= *Helicopontosphaera*)-Arten im Tertiär. In Anlehnung an Martini. 1. *Helicosphaera seminulum*, 2. *Helicosphaera lophota*, 3. *Helicosphaera compacta*, 4. *Helicosphaera intermedia*, 5. *Helicosphaera carteri*

Bedeutung: Die starken Schwankungen innerhalb der Entwicklung der Coccosphären laufen mit denjenigen des anderen Phytoplanktons gleich. Sie müßten sich deshalb auch auf die Entwicklung anderer Lebewesen ausgewirkt haben.

Die Coccosphären bilden neben den Dinoflagellaten und Diatomeen einen Hauptbestandteil des marinen Phytoplanktons. Sie sind damit das erste Glied in der Nahrungskette im Meer. Diese besteht im rezenten offenen Ozean grob gesprochen aus vier Gliedern, wobei jedes höhere Glied sich von dem niederen ernährt.

1. Das Phytoplankton (Coccosphären, Dinoflagellaten, Diatomeen) erzeugt durch Fixierung des Kohlenstoffs organisches Material, die Primärnahrung.

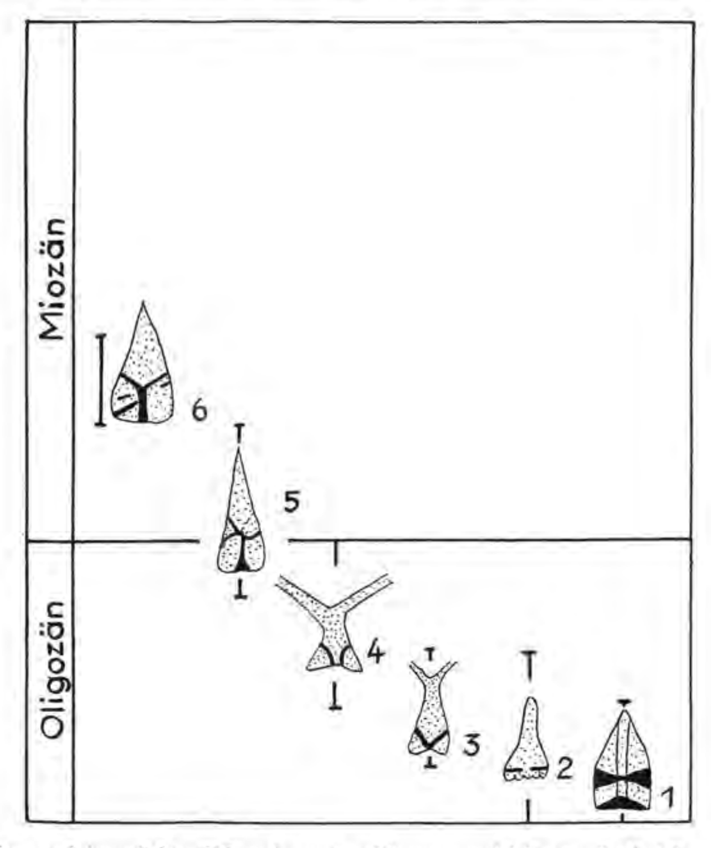


Abb. 40. Verbreitung einiger *Sphenolithus*-Arten im Oligozän und Miozän. In Anlehnung an Bramlette und Wilcoxon. 1. *Sphenolithus pseudoradians*, 2. *Sphenolithus predistentus*, 3. *Sphenolithus distentus*, 4. *Sphenolithus ciperoensis*, 5. *Sphenolithus belemnos*, 6. *Sphenolithus heteromorphus*

2. Diese wird vom Zooplankton, Kleinkrebsen, Würmern, Larven von Muscheln u. a. gefressen.
3. Das Zooplankton dient im wesentlichen zur Ernährung von Massenfischen, wie z. B. heute Heringen und Sardinen, Plattfischen und Bartenwalen.
4. Die Tierfresser des Gliedes 3 werden wiederum heute von Raubfischen wie Kabeljau, Thunfisch und Tintenfisch gefressen.

In der Nahrungskette im Meer spielten Coccosphären und Dinoflagellaten schon seit dem Mesozoikum eine entscheidende Rolle. Ebenso wie sich gleichlaufende Schwankungen der Coccosphären und Dinoflagellaten auf die Produktion von Primärnahrung ausgewirkt haben, ist auch mit einer möglichen Schwankung der Produktion von Sauerstoff zu rechnen (Tappan 1966). Beides müßte Auswirkungen auf die Tierwelt gehabt haben, und zwar sowohl auf die Tiere des Ozeans als auch auf die des Festlandes.

Bei den Tieren findet man insgesamt nach Müller in den verschiedensten geologischen Zeiten ein Aufblühen oder Absinken der Formenmannigfaltigkeit. Doch kommt es statistisch gesehen im Meso- und Neozoikum in der Kreide und dem Tertiär deutlich zu einer Vermehrung der Formenmannigfaltigkeit, während es an der Grenze Kreide/Tertiär weltweit zu einer verminderten Entfaltung kommt. Dabei werden alle Biotope sowohl der Ozeane als auch des Festlandes und der Luft betroffen. In Gesamtsicht stimmen also die Maxima und die Einschnitte in der Tier- und Phytoplanktonevolution überein. Dies mag nicht nur auf gleiche, heute noch unbekannte und nur in Hypothesen diskutierbare Ursachen zurückzuführen sein, sondern auch durch die enge Wechselwirkung von Phytoplankton und Tierwelt über den Sauerstoff- und den Nahrungskreislauf bedingt sein. Es wäre daran zu denken, daß geringe Ursachen, die auf das Phytoplankton und die Tiere einwirken, z. B. durch die Verringerung der Sauerstoff- und Nahrungsproduktion für die Tierwelt verstärkt werden und über die Beziehung Tier-Phytoplankton sogar eine Art Rückkopplung stattfinden kann, die im Endeffekt zu katastrophalen Einschnitten, wie sie aus der Lebewelt an der Kreide/Tertiär-Grenze überliefert sind, führen können. Doch soll hier nur auf die Bedeutung des Phytoplanktons aufmerksam gemacht werden und die Vielzahl hypothetischer Faktoren, die die Faunen- und auch Phytoplanktoninzisionen hervorgerufen haben könnten, nicht weiter diskutiert werden.

Insgesamt kann man also feststellen, daß dem Phytoplankton als Produzenten von Sauerstoff und primärer Nahrung sowohl heute als auch in der Vorzeit eine bedeutende Rolle zukommt.

7. Untersuchungsmethoden

7.1. Sammeln von lebendem Material

Die Coccosphären sind sehr kleine Organismen, meist etwa 2 bis 25 μm groß und werden deshalb im Gegensatz zu den Dinoflagellaten und Diatomeen von

den Maschen des Planktonnetzes nicht mehr erfaßt *(Nannoplankton)*. Sie können nur durch Zentrifugieren oder Filtrieren gewonnen werden.

Erst nach Einführung von Oberflächenmembranfiltern mit einer Porengröße kleiner als ein Mikrometer ist es deshalb möglich, sie schnell und effektiv zu sammeln. Dazu wird eine größere Menge marinen Oberflächenwassers (mindestens 2 l) oder von Meerwasser aus tieferen Schichten, durch ein an der Oberfläche filterndes Plaste-Milliporen-Filter mit Hilfe einer Vakuumpumpe gesaugt. Das Plaste-Milliporen-Filter hat einen Durchmesser von 47 mm und eine Porenweite von 0,8 μm und wird zum Filtrieren in einen Trichter aus rostfreiem Stahl getan. Danach wird das Filtrat mit 0,5 l neutralem Süßwasser (kein destilliertes Wasser, es löst Coccolithen schnell) ausgewaschen und das Filtrat zusammen mit dem Filter getrocknet und bis zur weiteren Untersuchung in einem beschrifteten Probebehälter aufbewahrt.

Da es schwierig ist, das Filtrat mit den Coccosphären vom Filter zu lösen, muß man lebendes Material durch langwieriges Zentrifugieren gewinnen. Dazu werden etwa 100 bis 3000 l Wasser zentrifugiert und der Zentrifugenrückstand bis zur weiteren Bearbeitung in gepuffertem Formalin aufbewahrt.

7.2. Sammeln und Aufbereiten von fossilem Material

Die fossilen Coccolithen sind sehr leicht zu gewinnende Fossilreste. Die meisten mesozoischen und neozoischen, marinen, kalkhaltigen Sedimente enthalten sie. Besonders coccolithenreich ist die Kreide. Die Coccolithen werden durch einfaches Zerreiben der verfestigten Gesteine oder durch Aufschlämmen der Lockergesteine gewonnen. Eine zusätzliche Anreicherung kann danach durch fraktionierte Sedimentation, kurzes Zentrifugieren oder durch Fluoritisierung der kalkigen Coccolithen unter gleichzeitiger Auflösung der tonigen Bestandteile erreicht werden.

7.3. Anreicherung

Fraktionierte Sedimentation. Ist die Probe verfestigt, so zerreibt man etwa ein Gramm davon unter Wasser in einem Mörser und läßt die Trübe dann in einem Reagenzglas sedimentieren. Bei einer Wassersäule von etwa 10 cm Höhe und etwa 18 °C hat sich nach 10 Minuten die Fraktion größer 31 μm abgesetzt, während die kleineren Teilchen, unter ihnen die Coccolithen, in der trüben Wassersäule schweben. Zu diesem Zeitpunkt wird die Trübe dekantiert. Dazu haben sich Reagenzgläser mit kurz über dem Boden angebrachten Abflußstopfen bewährt.

Kurzes Zentrifugieren (Edwards 1963). Etwa 5 g zerriebener Probe werden in ein 50 cm^3-Zentrifugenglas gegeben, Wasser hinzugefügt und das Gemisch aufgerührt. Sind benthonitische Tone enthalten, fügt man 0,5 bis 2 cm^3 einer 2%igen Hydroxyläthylzellulose hinzu und verhindert so das Aus-

flocken der Tonteilchen beim nachfolgenden kurzen Zentrifugieren. Die Probe wird dazu bis zu 300 Umdrehungen je Minute beschleunigt und dann 15 Sekunden bei dieser Geschwindigkeit gehalten. Die trübe Wassersäule wird danach abgegossen und aufbewahrt. Den Vorgang wiederholt man etwa 6- bis 7mal so lange, bis die Wassersäule fast klar bleibt. Die Trübe wird nun noch einmal 30 Sekunden lang bei 850 Umdrehungen je Minute zentrifugiert. Der Bodensatz enthält dann die Fraktion zwischen 3 und 25 μm mit den Coccolithen.

Fluoritisierung (Maresch 1966, Honjo und Minoura 1967). Etwa 0,5 g Probe wird in ein Plastezentrifugenglas getan, 5 cm^3 15% Flußsäure hinzugegeben und 20 Minuten stehen lassen. Danach zentrifugiert man das Gemisch bei hoher Umdrehungszahl so lange (etwa 3 Minuten), bis alle Sedimentteile sich abgesetzt haben und dekantiert dann die Flußsäure ab. Bevor die Probe austrocknet, wird nun 5 cm^3 konzentrierter Flußsäure hinzugefügt und das Ganze 1 Stunde stehen gelassen. Danach wird wiederum bei hoher Umdrehungszahl etwa 3 Minuten zentrifugiert und die Flußsäure abgegossen. Darauf wird etwa 5 cm^3 destilliertes Wasser hinzugegeben, bei hoher Umdrehungszahl zentrifugiert und das Wasser vorsichtig abgegossen. Der Vorgang wird mehrmals wiederholt. Zuletzt wird das Plastezentrifugenglas zur Entfernung der restlichen Flußsäure in einem heißen Wasserbad einige Minuten erhitzt.

7.4. Reinigung

Um die Coccolithen von organischer Substanz und anderen anhaftenden Teilchen zu reinigen, empfehlen Black in Haq (1966) und McIntyre, Bé und Preikstas (1967) eine Vorbehandlung mit Wasserstoffperoxyd und Natriumhexametaphosphat. Diese führt bei Proben mit hohem Gehalt an organischen Materialien vor der Herstellung elektronenmikroskopischer Präparate zu guten Erfolgen.

Behandlung mit Wasserstoffperoxyd. 1 bis 2 g Probe werden mit 5 bis 10% Wasserstoffperoxyd versetzt, die Probe 3 bis 4 Stunden stehen gelassen und mit Ultraschall behandelt. Danach wird die Probe kurz zentrifugiert.

Behandlung mit Natriumhexametaphosphat. Die Probe wird mit Wasser versetzt, aufgerührt und wenige Tropfen einer 4%igen Natriumhexametaphosphatlösung hinzugegeben. Die Suspension wird einige Zeit stehen gelassen (24 bis 48 Stunden nach Haq, 4 bis 6 Stunden nach McIntyre, Bé und Preikstas). Zu lange Reaktionszeit bewirkt Anätzung und Auflösung der Coccolithen. Danach wird die Probe kurz zentrifugiert und die klare Flüssigkeit vorsichtig abgegossen.

7.5. Anfertigung von lichtmikroskopischen Präparaten

Von dem rezenten oder fossilen Material wird ein Tropfen entweder auf ein Deckglas gebracht und dort ausgebreitet oder die Trübe mit Hilfe einer Blumenspritze auf das Deckglas aufgesprüht und dann unter einer 250-Watt-Infrarotlampe eingetrocknet. Entsteht dabei ein seidiger Überzug, so lagern die Probenteilchen einzeln, in nicht allzu großem Abstand auf dem Glas. Nun werden ein bis zwei Tropfen Einbettungsmittel hinzugefügt und das Deckglas verkehrt herum auf einen Objektträger (oder ein zweites Deckglas) geklappt. Danach kann das Präparat lichtmikroskopisch untersucht werden.

Doch reicht das Lichtmikroskop nicht aus, um die Feinstruktur der Coccolithen zu erkennen. Weitere Aufschlüsse über den Feinbau gewinnt man durch polarisiertes Licht. Die polarisationsmikroskopische Untersuchung leistet der Routineuntersuchung beste Dienste. Die Arten sind zu bestimmen. Doch ist ihr Feinbau nicht immer leicht zu deuten. Deshalb sind bei detaillierten Untersuchungen elektronenmikroskopische Beobachtungen notwendig.

7.6. Herstellung elektronenmikroskopischer Präparate

Coccolithen und nahestehende kalkige Nannofossilien werden von den Elektronenstrahlen im 50- bis 100-kV-Elektronenmikroskop nicht durchdrungen. Sie sind opak. Um Einzelheiten ihrer Struktur erkennen zu können, wird deshalb ein dünner Kohlenstoffabdruck präpariert. Die Probe wird dazu im Hochvakuum zuerst einseitig schräg mit einem Schwermetall wie Platin, Gold, Chrom und danach ein- oder allseitig mit einer dünnen Schicht Kohlenstoff bedampft (Bradley 1954). Die Originalprobe wird dann vollständig in Salzsäure aufgelöst, der Abdruck ihrer Oberfläche im Elektronenmikroskop untersucht.

Arbeitsgang bei Sedimentmaterial

1. In Wasser aufgerührte Probe auf einen Objektträger sprühen und eintrocknen lassen.
2. Im Hochvakuum mit Platin-Palladium, Platin, Gold, Chrom oder Platin-Indium und danach mit Kohlenstoff bedampfen.
3. Den aufgedampften Film vom Glas mit Hilfe der Oberflächenspannung des Wassers trennen.
4. Kohlenstoffilm in verdünnte Salzsäure überführen.
5. Kohlenstoffilm 3mal in destilliertes Wasser überführen.
6. Auffischen des Kohlenstoffilms mit elektronenmikroskopischen Objektträgern.

Arbeitsgang bei Planktonmaterial

1. Ein Segment des getrockneten Plaste-Milliporen-Filters wird im Hochvakuum mit Kohlenstoff bedampft.

2. Das Filter wird in Azeton (14 bis 24 Stunden) gelöst.

3. Der Kohlenstoffilm wird in verdünnte Salzsäure überführt und dann wie oben in 5. und 6. weiterbehandelt.

Das Bradley-Verfahren hat einige Nachteile. Bei der Präparation geht das Originalexemplar verloren. Die Kohlenstoffabdrücke können leicht während der Beobachtung zerstört werden und halten nicht lange Zeit. Auch ist es schwierig, ein einmal beobachtetes Exemplar wiederzufinden (besondere Methoden siehe Perch-Nielsen 1967, Halldal, Markali und Naess 1954). Oft geben die Präparate kein eindeutiges räumliches Bild, so daß die Coccolithen nicht nach ihrer Architektur beschrieben werden können. Diese Nachteile treten bei der Beobachtung im Scanning-Elektronenmikroskop nicht auf.

7.7. Scanning-Elektronenmikroskop (Rasterelektronenmikroskop)

Zur Beobachtung mit dem Scanning wird ein Tropfen der Trübe mit den Coccolithen auf einen besonderen Präparathalter gebracht und eingetrocknet. Dann wird eine möglichst gleichmäßig 200 nm dicke Metallschicht aufgedampft und die Probe im Scanning untersucht.

7.8. Polarisationsmikroskopische Beobachtung

Bei polarisationsmikroskopischer Beobachtung der Coccolithen ist davon auszugehen, daß die Coccolithen aus Kalzit bestehen, der einen Lichtstrahl in einen ordentlichen und einen außerordentlichen Strahl bricht. Der so doppeltbrechende Kalzit besitzt nur eine Richtung, in der das Licht keine Doppelbrechung erleidet, die optische Achse. Er ist optisch einachsig. In ihm weist, wie in allen optisch einachsigen Kristallen, der ordentliche Strahl in allen Richtungen dieselbe Lichtbrechung auf (Abb. 41 ... Linie). In seiner opti-

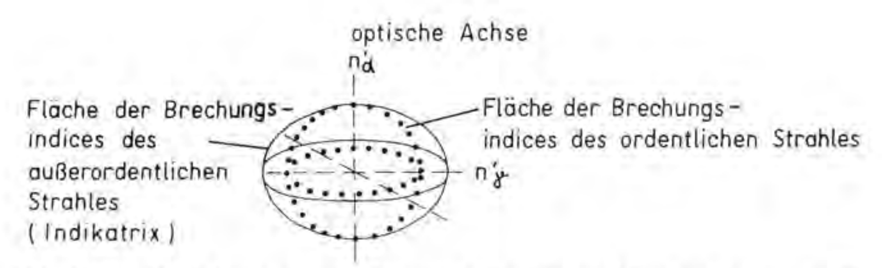


Abb. 41. Der Kalzit bricht einen Lichtstrahl in einen ordentlichen und in einen außerordentlichen Lichtstrahl. In der Abbildung ist der Brechungsindex des ordentlichen Strahles (.....) und der Brechungsindex des außerordentlichen Strahles (——) im Kalzit von einem Punkt aus in allen Richtungen aufgetragen und je durch eine Fläche verbunden. Der so erhaltene Körper zeigt beim Kalzit eine optische Achse

schen Achse zeigt der außerordentliche Strahl dieselbe Lichtbrechung n'_α wie der ordentliche Strahl (Abb. 41 —— Linie). Je größer der Einfallswinkel zur optischen Achse wird, um so größer wird, wie in allen optisch negativen Kristallen, die Lichtbrechung des außerordentlichen Strahles, bis er senkrecht zur optischen Achse die größte Lichtbrechung n'_γ zeigt.

Wird ein solcher doppeltbrechender Kalzitkristall zwischen gekreuzte Nicols gelegt, so hellt er auf und zeigt Interferenzfarben, wenn die optische Achse des

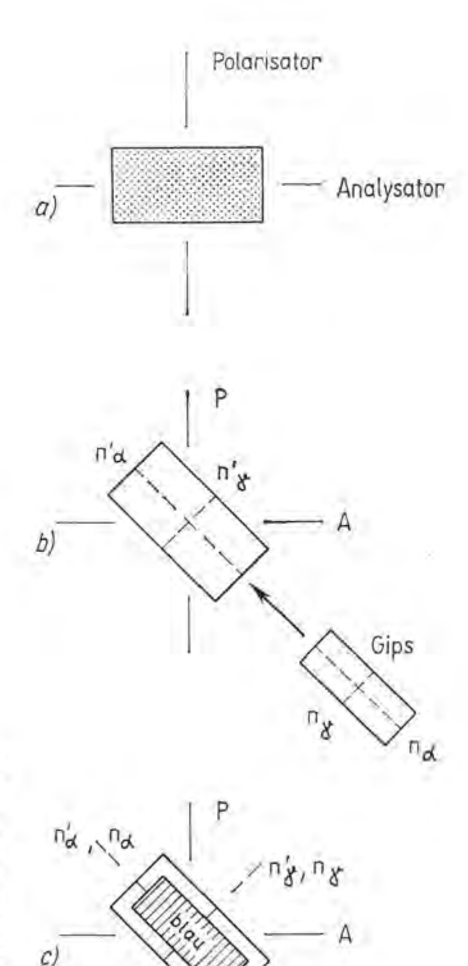


Abb. 42. Die Lage der optischen Achse des Kalzit, des kleineren Brechungsindex n'_α, wird im Polarisationsmikroskop mit Hilfe des Gipsblättchens vom Rot I. Ordnung bestimmt. a) Der Kalzitkristall wird zwischen gekreuzten Nicols in Dunkelstellung gebracht, b) um 45° in die Stellung mit größter Aufhellung gedreht, c) und das Gipsblättchen vom Rot I. Ordnung eingeschoben. Liegt n_α des Gipsblättchens wie hier über n'_α des Kalzits, so steigt die Interferenzfarbe. Bei den nur 1 bis 2 μm dicken kalzitischen Coccolithen ist sie blau

Kristalls einen Winkel mit den Schwingungsrichtungen der Nicols bildet (Richtungen mit Doppelbrechung). Er bleibt dagegen dunkel, wenn die optische Achse in der Mikroskopachse liegt oder wenn sie mit der Schwingungsrichtung einer der beiden Nicols zusammenfällt.

Ob die optische Achse in letztem Falle mit der Schwingungsrichtung des einen Nicols, des Analysators, oder derjenigen des anderen, des Polarisators, übereinstimmt, kann mit Hilfe des Gipsblättchens vom Rot I. Ordnung entschieden werden.

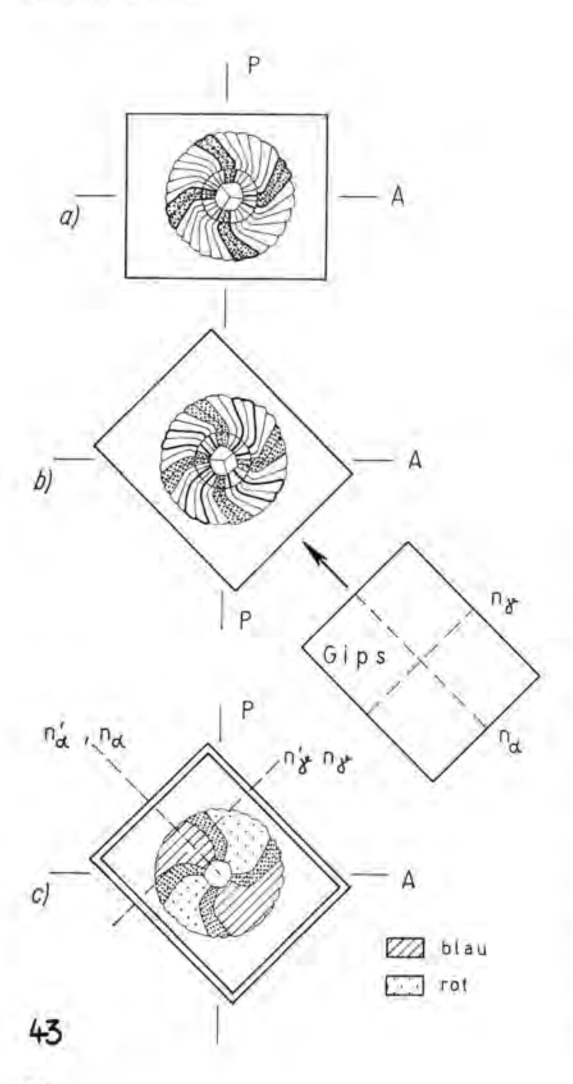
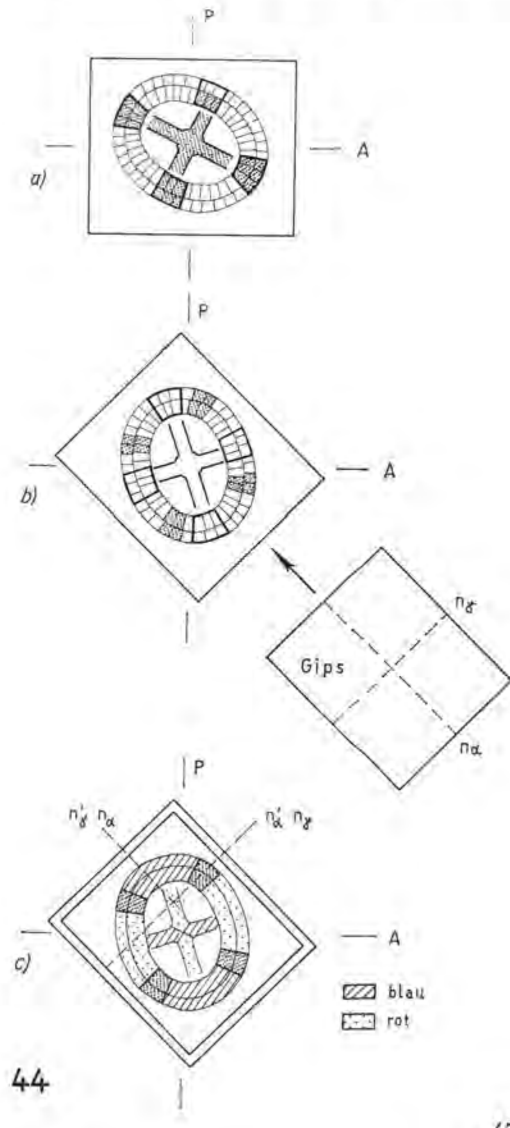


Abb. 43 und 44. Zur Bestimmung der Coccolithen ist es wichtig, die optisch radial orientierten Elemente des Zentralfeldes (Abb. 43) von den optisch tangential orientierten zeugoiden Zentralstrukturen (Abb. 44) mit Hilfe des Gipsblättchens vom Rot I. Ordnung zu unterscheiden. a) Die zu untersuchenden Kristalle (mit dicker Linie eingerahmt) werden zwischen gekreuzten Nicols in Dunkelstellung gebracht, b) um 45° in die Stellung mit größter Aufhellung gedreht (mit dicker Linie eingerahmt), c) und das Gipsblättchen vom Rot I. Ordnung von unten rechts eingeschoben. Steigen die Interferenzfarben im II. und IV. Quadranten (blau), so handelt es sich um radial orientierte Elemente des Zentralfeldes (Abb. 43). Fallen sie im II. und IV. Quadranten (rot), so handelt es sich um tangential orientierte Elemente der Zentralstruktur

Nachdem die Auslöschungsrichtung des Kalzitkristalls festgestellt worden ist, wird der Kristall um 45° gedreht (Diagonalstellung). Er zeigt jetzt die höchste Aufhellung. Nun wird das Gipsblättchen vom Rot I. Ordnung mit bekannter optischer Orientierung eingeschoben (Abb. 42). Besitzen der Kalzitkristall und das Gipsblättchen die gleiche Orientierung, d. h. der kleinere Brechungsindex n'_α des Kristalls liegt über dem kleineren Brechungsindex des



Gipsblättchens n_α, so addieren sich die Lichtbewegungen. Die Interferenzfarbe erhöht sich. Es entsteht bei geringer Dicke ein blauer Farbton. Damit ist die Richtung des kleineren Brechungsindexes n'_α und somit auch beim optisch negativen Kalzit der optischen Achse bestimmt.

Coccolithen bestehen aus mehreren Kalzitkristallen. Zwischen gekreuzten Nicols löschen die Kristalle, deren optische Achse parallel zu den Schwingungsrichtungen liegt oder parallel zur Mikroskopachse steht, aus. Es entstehen Auslöschungsfiguren, aus deren Kontur auf den Verlauf der Suturen der Mikrokristalle geschlossen werden kann. Bringt man die ausgelöschten Mikrokristalle der Coccolithen in Diagonalstellung und schiebt die Gipsblättchen ein, so läßt sich feststellen, ob die optischen Achsen in der Schwingungsebene des Polarisators oder Analysators gelegen haben (Abb. 43, 44).

Nach der Anordnung der Mikrokristalle, radial mit Auslöschungskreuz oder parallel mit einheitlicher Auslöschung, werden z. B. die heliolithischen, ortholithischen und heterolithischen Coccolithen unterschieden (Deflandre 1952, Reinhardt 1970, Abb. 45).

Mit Hilfe der Lage der optischen Achsen können dann weiter die Elemente des Bodens, optisch radial orientiert, von den zeugoiden Zentralstrukturen, optisch tangential orientiert, getrennt werden (Reinhardt 1966a, 1970).

Die zeugoiden Zentralstrukturen (Abb. 43, 44) überspannen mehr oder weniger radial als Brücken (bar, pont, arceau), Kreuze (cross, croix) oder Speichen das fehlende oder vorhandene Zentralfeld. Die Brücken, die einzelnen Kreuzbalken (bars) und die Speichen sind dabei einheitlich, ortholithisch orientiert. Ihre optischen Achsen verlaufen im Unterschied zu denen des Bodens tangential. Ein Unterschied, der zwischen gekreuzten Nicols beim Einschieben des Gipsblättchens vom Rot I. Ordnung auf den ersten Blick schon zu erkennen ist. Die radial orientierten Randblättchen und die radial oder uneinheitlich orientierten Elemente des Bodens zeigen z. B. in der n_α-Richtung des Gipsblättchens steigende, blaue Interferenzfarben, die zeugoiden Zentralstrukturen dann dagegen fallende, rote oder gelbe Interferenzfarben. Eine Erscheinung, die dann eine besondere Rolle spielt, wenn es gilt, die zeugoiden Zentralstrukturen von den Elementen eines von großen Poren durchbrochenen Bodens in analoger Ausbildung zu trennen.

heliolithisch	ortholithisch	heterolithisch

Abb. 45. Einteilung der Coccolithen nach ihrem Verhalten zwischen gekreuzten Nicols im Polarisationsmikroskop

8. Bestimmungsschlüssel

Richtiges Einordnen in das natürliche System der Coccosphären und sachgerechte Benennung aller aufgefundenen Formen ist die Grundlage für alle weiteren wissenschaftlichen Arbeiten. Nachfolgender Bestimmungsschlüssel enthält fast alle rezenten und fossilen Coccosphärengattungen. 128 Gattungen werden anerkannt, 89 Gattungen z. T. mit Fragezeichen (?) in die Synonymie verwiesen und 36 Gattungen als zweifelhaft betrachtet. Insgesamt werden dabei die Gattungen weit gefaßt. Sie sollen möglichst auf den Gesamtorganismus bezogen sein und Bauplanprinzipien, keine einzelnen Baupläne wie die Arten zum Inhalt haben.

Soweit keine elektronenmikroskopischen Untersuchungen einzelner Gattungen bisher vorliegen, werden diese nach den lichtmikroskopisch erkennbaren Merkmalen in das System eingeordnet und diese hypothetische Stellung durch ein Fragezeichen (?) vor dem Gattungsnamen gekennzeichnet.

Coccosphären aus einer im Lichtmikroskop einheitlich erscheinenden Hülle 23
Coccosphären aus zusammenhängenden Kalzitkörpern 66
Coccosphären aus einzelnen Coccolithen 1
Bestimmung nach der lichtmikroskopisch erkennbaren Gestalt . . . 1 A
Bestimmung nach der elektronenmikroskopisch sichtbaren Fein-Struktur . . . . . 1 B

1 A

Manschettenknopfförmige Coccolithen mit 2 Scheiben und einer Wand (Placolithen) 6
Ringförmige Coccolithen 5, 18, 42
Scheiben-, schüssel- oder napfförmige Coccolithen mit einer Wand (Discolithen) und einem heliolithischen Boden (Abb. 45) 19, 27
Scheiben-, schüssel- oder napfförmige Coccolithen mit einer Wand (Discolithen) und einem heterolithischen Boden (Abb. 45) 35, 41
Scheiben-, schüssel- oder napfförmige Coccolithen mit einer Wand (Discolithen) mit hoher Auslöschung in Aufsicht und maximaler und minimaler Auslöschung bei Rotation im polarisierten Licht in Seitenansicht 51
Mützenförmige, heliolithische Coccolithen (Calyptrolithen) 24
Mützenförmige Coccolithen (Calyptrolithen) mit hoher Auslöschung in Aufsicht und maximaler und minimaler Auslöschung in Seitenansicht bei Rotation im polarisierten Licht 51
Becherförmige Coccolithen (Lopadolithen) 27
Ringförmige Coccolithen, deren Innenraum von einer Brücke, einem Kreuz oder Speichen überspannt wird (Zygolithen) 19, 24, 35, 41, 42, 47, 51
Rhombische Coccolithen (Scapholithen) 22

Pentagonale Coccolithen mit einer Wand und einem heterolithischen Boden 40
Pentalithen und ähnliche Kalkkörper aus fünf oder mehr großen einheitlichen radialsymmetrisch angeordneten Kristallen 58
Sternförmige bis dreieckige Coccolithen (Asterolithen) 61
Hufeisenförmige Coccolithen (Ceratolithen) 62
Stabförmige Coccolithen (Microrhabdulithen) 63
Kalkkörper mit abweichendem Bau 23, 32, 65, 66

1 B

Heterococcolithen 2
Holococcolithen 51
Pentalithen und ähnliche Kalkkörper mit fünf oder mehr großen einheitlichen radialsymmetrisch angeordneten Kristallen 58
Asterolithen, sternförmig bis dreieckig 61
Ceratolithen 62
Microrhabdulithen 63
Kalkkörper mit abweichendem Bau, Stellung unsicher 65

Heterococcolithen

2.

Heterococcolithen mit radial bzw. konzentrisch gestreiftem Boden, mit oder ohne brücken-, kreuz- oder speichenförmigen Zentralstrukturen . 3
Heterococcolithen mit hexagonal gestreiftem Boden, mit oder ohne brückenförmigen Zentralstrukturen 4
Heterococcolithen ohne Boden, (meist) nur mit Zentralstrukturen . . . 5
Heterococcolithen ohne Boden, ohne Zentralstruktur 14

3.

Heterococcolithen mit einer distalen Scheibe, meist einer Wand, einer basalen Scheibe und z. T. mit einem radial gestreiften Boden (Placolithen und Verwandte) 6
Elliptische bis zirkuläre Heterococcolithen, je nach Verkalkung mit z. T. einer schmalen distalen Scheibe, einer Wand und einer schmalen basalen Scheibe; ohne Boden (Cricolithen), anhaftende Zelluloseschuppen mit radialen Streifen 18
Elliptische bis zirkuläre Heterococcolithen, je nach Verkalkung mit z. T. einer distalen Scheibe, einer Wand, z. T. einer schmalen mittleren Scheibe, einer schmalen basalen Scheibe und mit radial gestreiftem Boden mit oder ohne Zentralfortsatz (Caneolithen) 19
Rhombische Heterococcolithen mit einer Wand, einer schmalen basalen Scheibe und einem quer gestreiften Boden (Scapholithen), Coccosphäre spindelförmig mit Scapholithen in sich kreuzenden Lagen bedeckt 22

Heterococcolithen mit einer (selten zwei) Scheibe und einem gewölbten, radialgestreiften Boden mit oder ohne Zentralfortsatz (Cyrtolithen) . 24
Heterococcolithen mit einer Wand aus dachziegelförmig übereinander liegenden Elementen. Boden basal radial, distal konzentrisch gestreift (Diktyolithen), napf- oder becherförmig, Coccosphären, soweit beobachtet, ohne Mündung 27
Heterococcolithen mit einer säulenförmigen Wand und oft mit einem distalen dorn- oder stachelartigen Fortsatz; teils eine distale, seltener auch eine basale Scheibe ausgebildet; z. T. mit radial gestreiftem Boden (Stelolithen) 32

4.

Elliptische bis zirkuläre Heterococcolithen mit einer Wand und einem schmalen basalen Kranz. Boden hexagonal oder polygonal gestreift, mit oder ohne Zentralfortsatz (Rhagolithen) 35
Pentagonale Heterococcolithen mit einer Wand und einem hexagonal gestreiften Boden (Goniolithen) 40
Heterococcolithen mit zwei bis drei Scheiben, Boden hexagonal gestreift, mit oder ohne Zentralfortsatz (Ethmolithen) 41

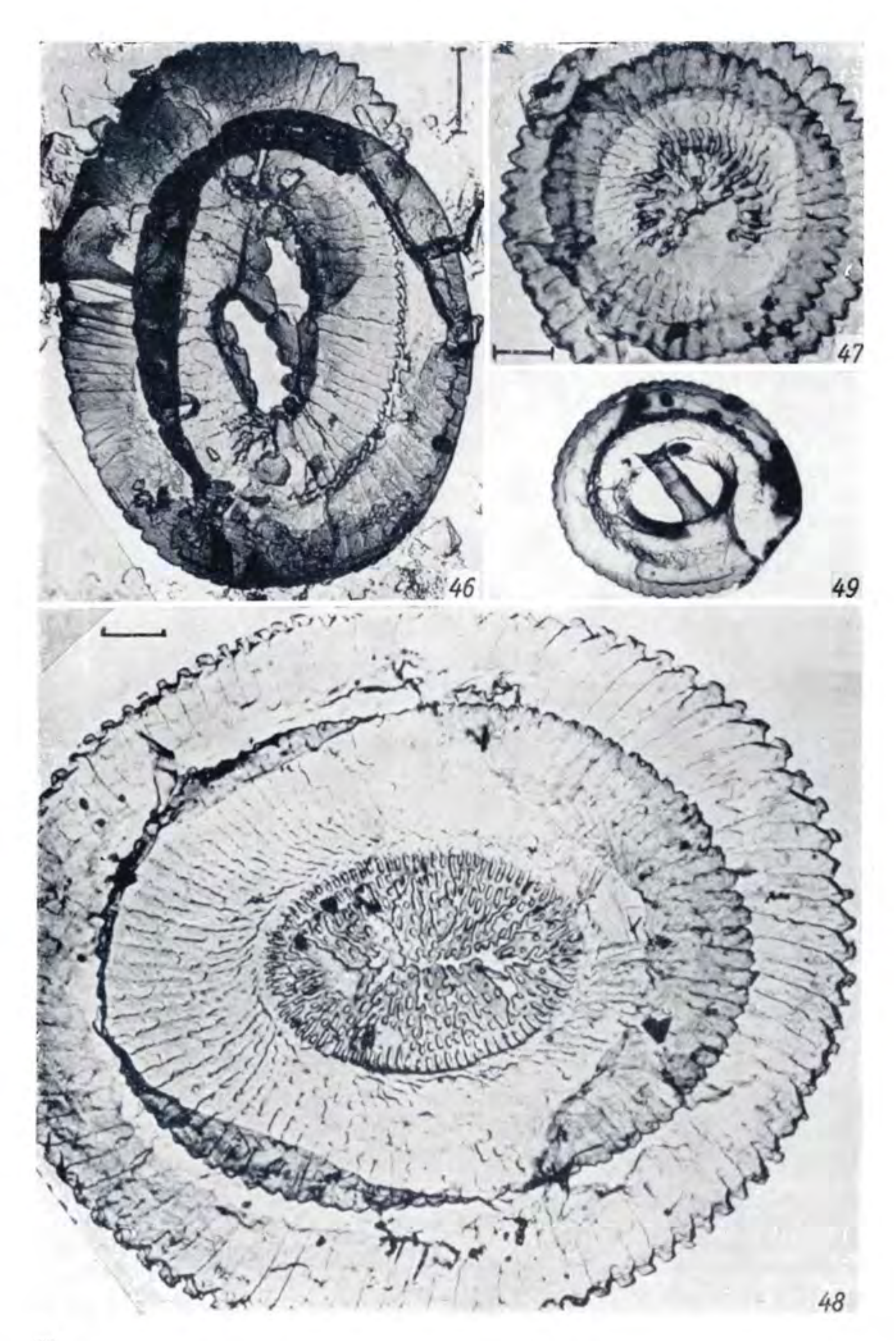
5.

Heterococcolithen mit einer Wand aus dachziegelförmig übereinander liegenden Elementen, einem schmalen basalen Kranz und einer zeugoiden, brücken-, kreuz- oder speichenförmigen Zentralstruktur mit oder ohne Zentralfortsatz (Zeugolithen) 42
Heterococcolithen mit zwei bis drei Scheiben und einer brücken-, kreuz- oder speichenförmigen zeugoiden Zentralstruktur (Podorhabdolithen) 47

Placolithen und Verwandte

6.

Placolithen mit radial gestreiftem Boden, Wand aus einem oder mehreren Zyklen aus dachziegelartig übereinander liegenden Elementen. Scheiben hellen zwischen gekreuzten Nicols auf 7
Placolithen ohne Boden 9
Placolithen ohne Boden. Basale Scheibe breit, z. T. bodenartig ins Zentrum reichend. Distale Scheibe und ein oder mehrere innere Elementzyklen 14
Placolithen ohne Boden. Basale Scheibe bodenartig ins Zentrum reichend. Distale Scheibe als flache Spirale. Scheiben hellen zwischen gekreuzten Nicols auf. Coccosphären ovoid, mit Mündung . . . .
Helicosphaera Kamptner (Abb. 46)
(synonym *Helicopontosphaera* Hay und Mohler). Vertreter: *Helicosphaera carteri* (Wallich)
Placolithen mit engem, radial gestreiftem Boden und zwei breiten Scheiben, die zwischen gekreuzten Nicols auslöschen 17


46
47
49
48

7.

Elliptische Placolithen 8
Zirkuläre Placolithen ohne Zentralstruktur, *Cyclicargolithus* Bukry (Abb. 47)

8.

Ohne Zentralstruktur
oder mit Querbrücke, Zellen kugelig, z.T. mit Geißeln, ohne Mündung
. . . . *Gephyrocapsa* Kamptner (Abb. 49, 51)
(synonym *Emiliania* Hay und Mohler, siehe *Clocchiatti* 1971)
Für fossile Arten mit radial gestreiftem Boden, ohne Querbrücke hat Kamptner eine besondere Gattung aufgestellt . . . .
. . . . *Tremalithus* Kamptner ex Deflandre in Piveteau (Abb. 48)
(synonym *Reticulofenestra* Hay, Mohler und Wade, *Dictyococcites* Black, partim *Apertapetra* Hay, Mohler und Wade, (?) *Prinsius* Hay und Mohler: Arten mit besonderen zentralen Deckplatten)
Mit Zentralkreuz und Zentralfortsatz . . . *Noelaerhabdus* Jerković (Abb. 50)

9.

Elliptische Placolithen 10
Zirkuläre Placolithen ohne Zentralstruktur 13

10.

Ohne Zentralstruktur oder mit Querbrücke 11
Mit zentralem Kreuz 12
Mit zentralem Kreuz und einem blattförmigen Zentralfortsatz . . . .
. . . . *Bramletteius* Gartner (Abb. 52)

11.

Randscheiben löschen zwischen gekreuzten Nicols aus, Coccosphäre kugelig, Ruhestadium ohne Geißeln. — Schwärmer mit napfförmigen Holococcolithen, 2 Geißeln und einem Haptonema
. . . . *Coccolithus* Schwarz (Abb. 53)
(synonym *Cyathosphaera* Haeckel, *Cyatholithus* Huxley, *Coccosphaera*)

Abb. 46 bis 188. Die Erforschung der Struktur kleinster Algen ist erst seit der Erfindung des Mikroskopes möglich. Genauen Einblick in die Systematik der Kalkalgen erhielt man erst nach Untersuchungen mit dem Elektronenmikroskop. Es ermöglicht eine vollkommene Strukturerschließung der kalkigen Hartteile dieser Algen, die die Hauptmerkmale für eine Bestimmung liefern. In Abbildung 46 bis 188 sind die meisten rezenten und fossilen Gattungen abgebildet. Am Rande jeder Abbildung zeigt, falls nicht anders angegeben, ein 1 μm großer Maßstab die Vergrößerung an.

46. *Helicosphaera sellii* (Bukry & Bramlette). Nach Bukry; 47. *Cyclicargolithus reticulatus* (Gartner & Smith). Nach Gartner & Smith; 48. *Tremalithus umbilicus* (Levin). Nach Gartner & Smith; 49. *Gephyrocapsa oceanica* Kamptner



50. *Noelaerhabdus bozinovicae* Jerković

Wallich, *Coccolithophora* Lohmann, partim *Ericsonia* Black, *Crystallolithus* Gaarder und Markali)
Vertreter: *Coccolithus pelagicus* (Wallich) siehe S. 31
Randscheiben hellen zwischen gekreuzten Nicols auf 8

12.

Achsiales Zentralkreuz . . . . *Cruciplacolithus* Hay und Mohler (Abb. 54)
(synonym (?) *Cruciolithus* Stradner in Stradner und Edwards)
Diagonales Zentralkreuz . . *Chiasmolithus* Hay, Mohler und Wade (Abb. 55)
(*Chiasmolithus* und *Cruciplacolithus* können bei einer Revision der Gattungen wohl zusammengefaßt werden)

13.

Randblättchen massiv, Coccosphären kugelig ohne Mündung . . . . *Umbilicosphaera* Lohmann (Abb. 56)
(synonym *Cycloplacolithus* Kamptner, *Neosphaera* Lecal-Schlauder, partim *Ericsonia* Black, (?) *Cyclococcolithus* Kamptner, (?) *Calcidiscus* Kamptner, (?) *Tiarolithus* Kamptner, (?) *Conococcolithus* Hay und Mohler = eine Distalansicht der proximalen Scheibe, vgl. Gartner, 1967)
Vertreter: *Umbilicosphaera mirabilis* Lohmann
Randblättchen T-förmig, Wand dick, Zentralpore eng . . . . *Ilselithina* Stradner in Stradner und Adamiker (Abb. 57)
(synonym *Hayella* Roth non Gartner)

14.

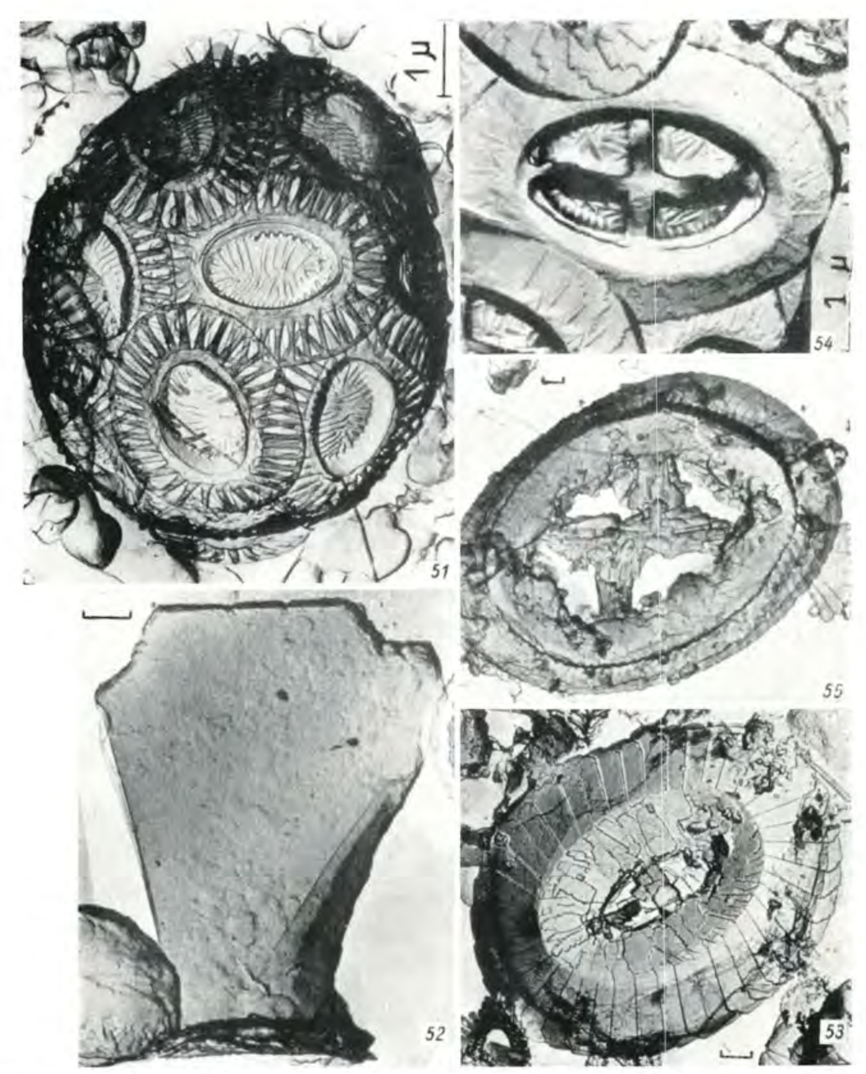
Elliptische Coccolithen 15
Zirkuläre Coccolithen 16

15.

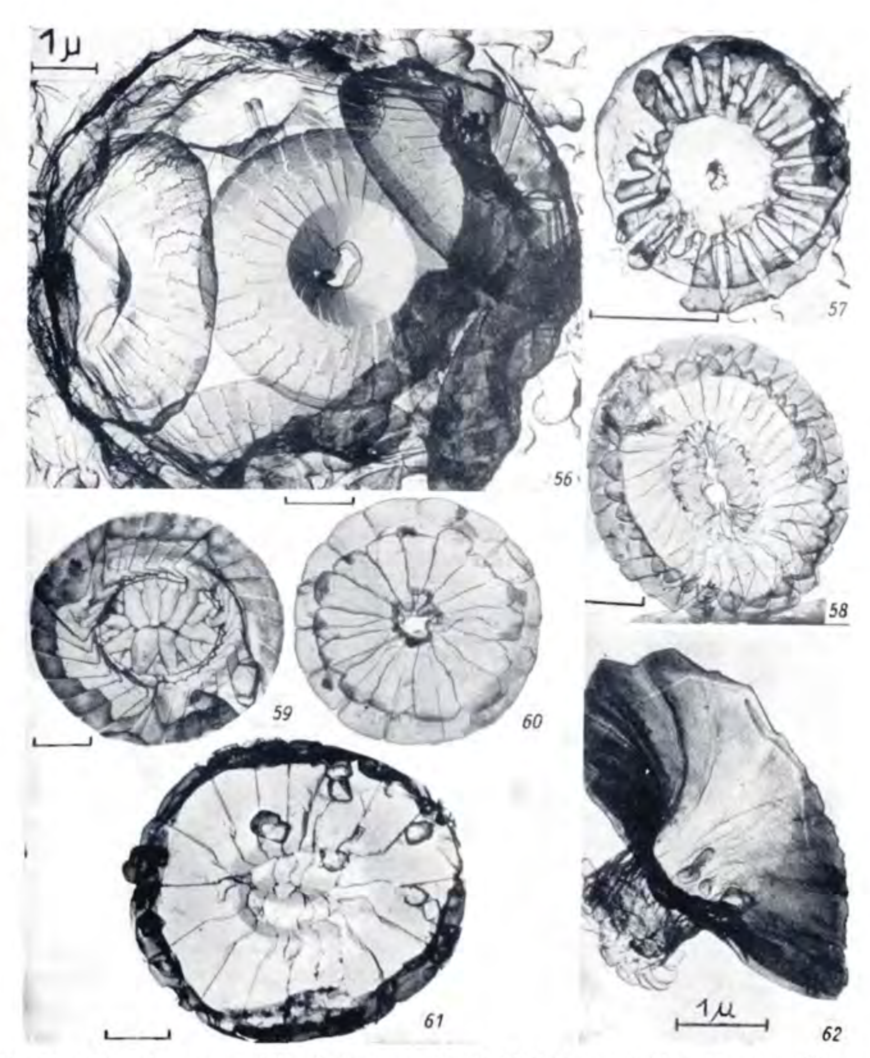
Scheiben hellen zwischen gekreuzten Nicols auf, mit oder ohne Zentralstruktur, Coccosphäre kugelig, ohne Mündung . . . . *Watznaueria* Reinhardt (Abb. 58)
(synonym *Colvillea* Black non Bojer ex Hooker, *Actinosphaera* Noël, *Calolithus* Noël, *Ellipsagelosphaera* Noël, *Maslovella* Loeblich und Tappan)
Scheiben bleiben zwischen gekreuzten Nicols dunkel 11

16.

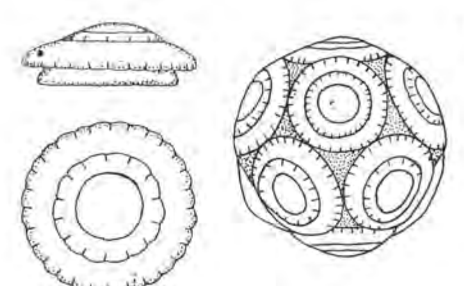
Scheiben hellen zwischen gekreuzten Nicols auf, Zentralfeld gewölbt,



51. *Gephyrocapsa huxleyi* (Lohmann). Nach McIntyre & Bé; 52. *Bramletteius serraculoides* Gartner. Nach Gartner; 53. *Coccolithus pelagicus* (Wallich). Nach Bukry; 54. *Cruciplacolithus neohelis* (McIntyre). Nach McIntyre; 55. *Chiasmolithus grandis* (Bramlette & Riedel). Nach Bukry



56. *Umbilicosphaera mirabilis* Lohmann. Nach McIntyre & Bé; 57. *Ilselithina iris* Stradner. Nach Roth; 58. *Watznaueria martelae* (Noël); 59. *Markalius rotaclypeatus* (Bukry). Nach Bukry; 60. *Biscutum ignotum* (Górka); 61. *Biscutum melaniae* (Górka); 62. *Umbellosphaera irregularis* Paasche. Nach McIntyre & Bé



63. *Tergestiella adriatica* Kamptner. Nach Kamptner, umgezeichnet

Coccosphäre kugelig, ohne Mündung . . . .
. . . . hierher vermutlich (?) *Tergestiella* Kamptner (Abb. 63)
(synonym (?) *Cyclagelosphaera* Noël, (?) *Rotalithus* Haq)

Scheiben bleiben zwischen gekreuzten Nicols dunkel, Zentralfeld eingesenkt, mit radial gestreiftem Boden, Coccosphäre kugelig, ohne Mündung . . . . *Markalius* Bramlette und Martini (Abb. 59)
(synonym (?) *Similicoronilithus* Bukry)

17.

Coccolithen alle gleich, elliptisch oder zirkulär, ohne Zentralfortsatz. Coccosphäre kugelig bis ovoid, ohne Mündung . . . .
. . . . *Biscutum* Black (Abb. 60, 61)
(synonym *Bidiscus* Bukry)

Coccolithen dimorph ausgebildet, ohne Zentralfortsatz. Makrococcolithen mit kleinerer basaler Scheibe und trompetenförmig gebogener distaler Scheibe. Mikrococcolithen mit basaler Scheibe und flacher distaler Scheibe. Zelle kugelig bis ovoid, ohne Mündung . . . . . .
. . . . . *Umbellosphaera* Paasche in Markali und Paasche (Abb. 62)
(nach Hulburt, 1962, erinnert die unvollständig beschriebene *Heyneckia barkowi* (Gemeinhardt und Schiller) an *Umbellosphaera irregularis* Paasche)

Coccolithen alle gleich, mit Zentralfortsatz, der das kleine Zentralfeld einnimmt, breite Scheiben zirkulär . . . . . *Discorhabdus* Noël (Abb. 64)

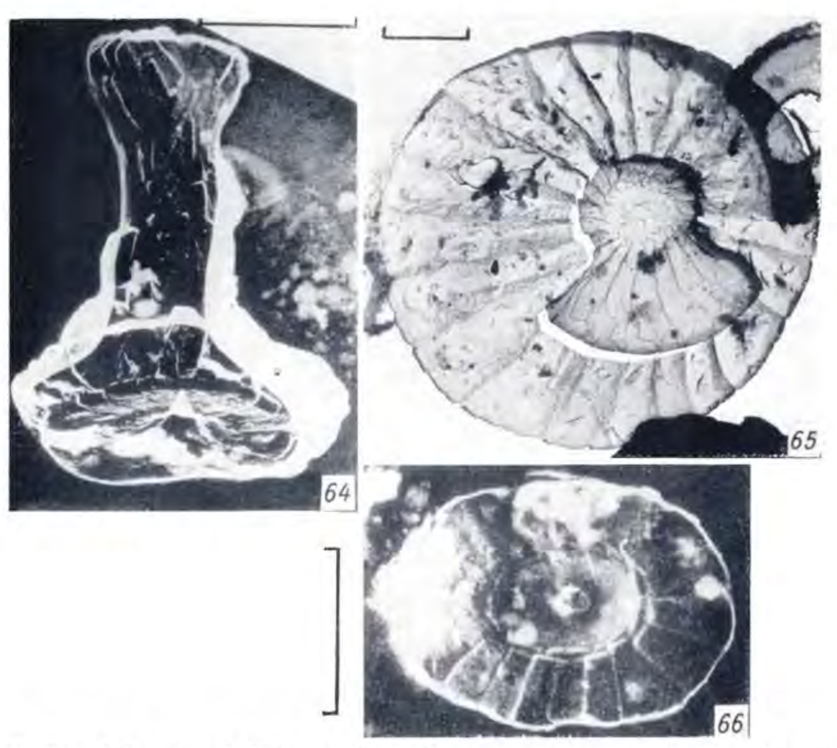
Eiförmige bis zirkuläre, breite distale Scheibe, kleine zirkuläre basale Scheibe und kleiner radial gestreifter Boden . . . .
. . . . *Oolithotus* Reinhardt in Cohen und Reinhardt (Abb. 65)

Elliptische Coccolithen mit kleinem Zentralfortsatz . . . .
. . . . *Palaeopontosphaera* Noël (Abb. 66)

Cricolithen

18.

Ohne Boden, Ring aus basaler Scheibe und Wand, z. T. distaler Scheibe. Coccosphäre ohne Mündung, mit 2 Geißeln und einem kurzen Hapto-



64. *Discorhabdus* sp. Nach Noël; 65. *Oolithotus fragilis* (Lohmann); 66. *Palaeopontosphaera dubius* Noël. Nach Noël

nema, Schwärmer, Ruhestadium und selten thalloides fadenförmiges Stadium treten auf . . . . *Hymenomonas* Stein (Abb. 67,68) (syn. *Cricosphaera* Braarud, (?) *Pleurochrysis* Pringsheim)

Caneolithen

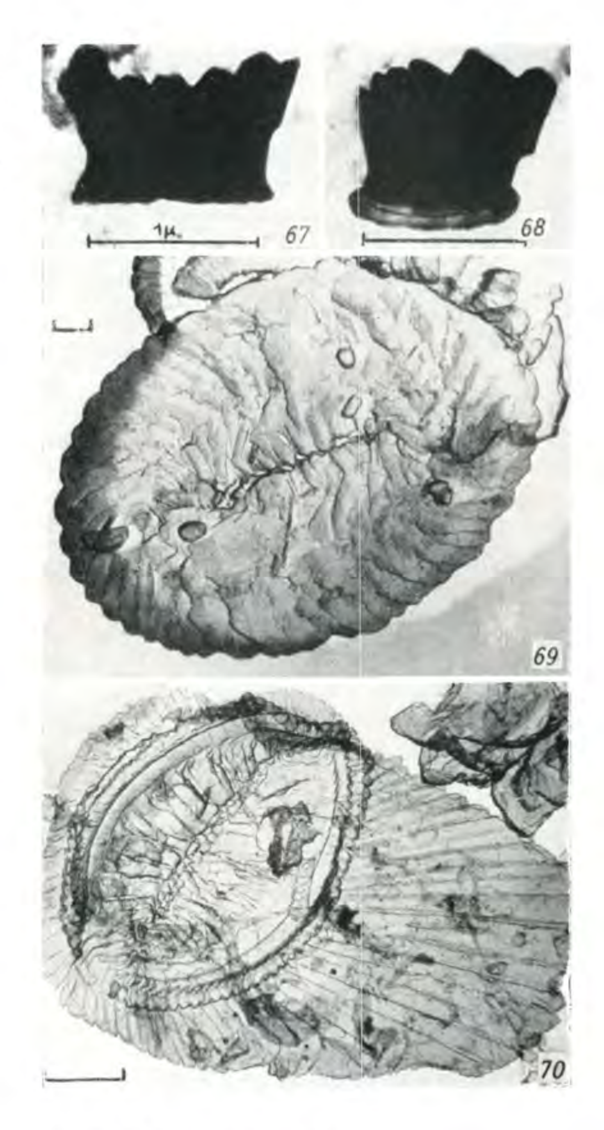
19.

Mit einer breiten elliptischen Scheibe und einer Wand, ohne Zentralfortsatz . . . . *Ellipsolithus* Sullivan (Abb. 69)
Mit einer schweifförmigen Scheibe und einer Wand aus mehreren Elementzyklen . . . . *Kamptnerius* Deflandre (Abb. 70)
Mit schmalen Scheiben, Coccosphäre mit Mündung 20

20.

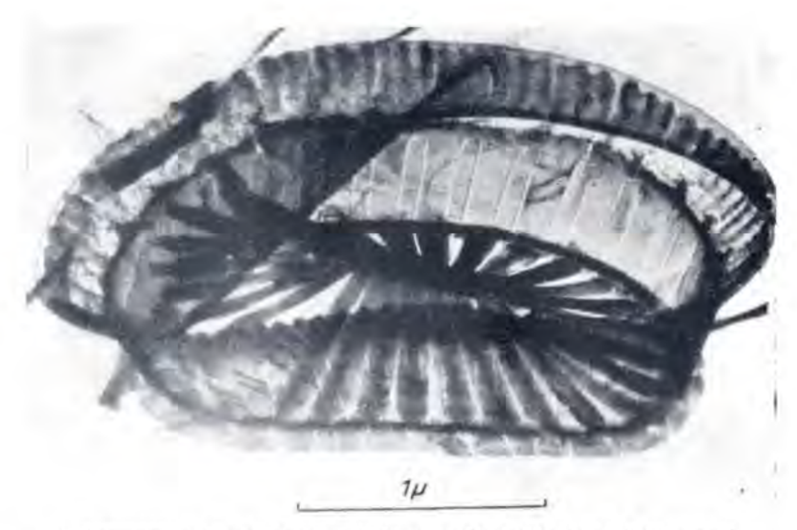
Dimorphe elliptische Caneolithen, mit oder ohne distaler und mittlerer Scheibe, Coccosphäre mit Mündung, Mündungscoccolithen mit Zen-

67, 68. *Hymenomonas carterae* (Stein). Nach Braarud; 69. *Ellipsolithus macellus* (Bramlette & Sullivan). Nach Bukry; 70. *Kamptnerius magnificus* Deflandre



tralfortsatz, Coccosphäre mit 2 Geißeln und einem Haptonema . . .
. . . . *Syracosphaera* Lohmann (Abb. 71)
(synonym (?) nach Lohmann 1919, *Heimiella* Lohmann)
Vertreter: *Syracosphaera pulchra* Lohmann

Elliptische Caneolithen ohne distale Scheibe und Kalkstrahlen um die Mündung 21

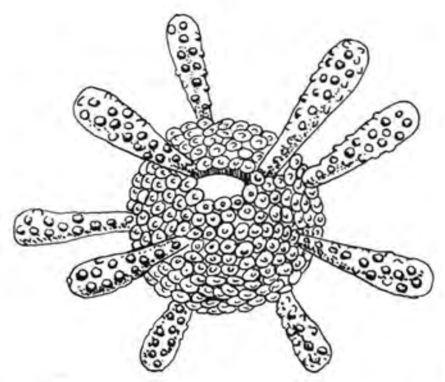


71. *Syracosphaera mediterranea* Lohmann. Nach Halldal & Markali

21.

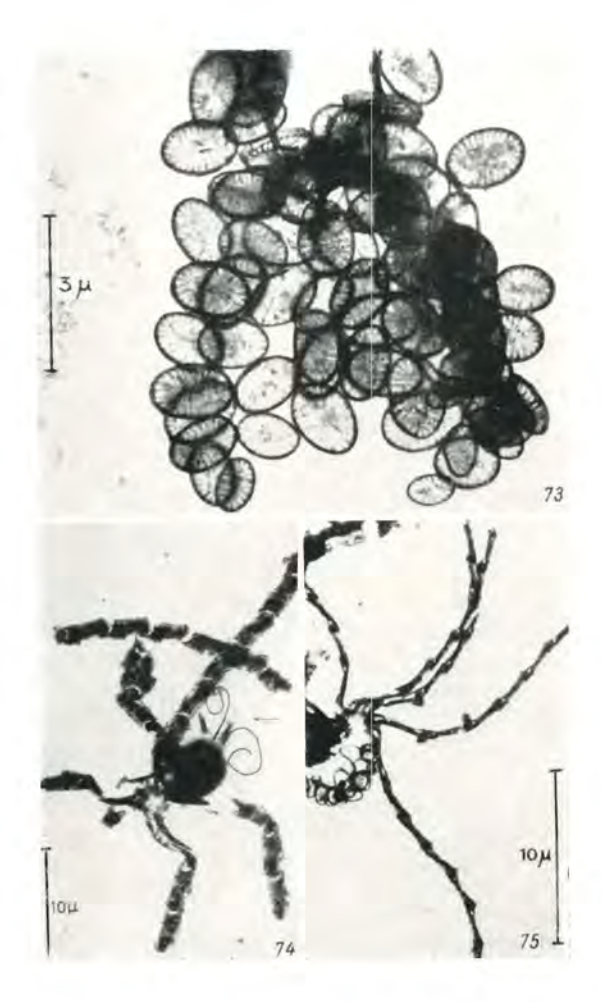
Dimorphismus vorhanden. Neben napfförmigen Coccolithen treten auf der Coccosphäre in unregelmäßigen Abständen keulenförmige Coccolithen auf. . . . . (?) *Clavosphaera* Lecal-Schlauder (Abb. 72)

Dimorphismus vorhanden. Coccosphäre kugelig bis ovoid mit zwei Geißeln und (?) einem Haptonema, mit Mündung. 4 bis 6 Mündungscoccolithen mit Zentralfortsatz. Am aboralen Pol der Coccosphäre eine sternförmige Struktur aus umgebildeten, stark verlängerten, schenkelknochenförmigen Caneolithen. Jeder Strahl gegliedert, aus mehreren Coccolithen . . . *Ophiaster* Gran in Murray und Hjort (Abb. 73, 74, 75)



72. *Clavosphaera* sp. Nach Lecal-Schlauder

73, 74, 75. *Ophiaster hydroideus* (Lohmann). Nach Halldal & Markali sowie nach Gaarder

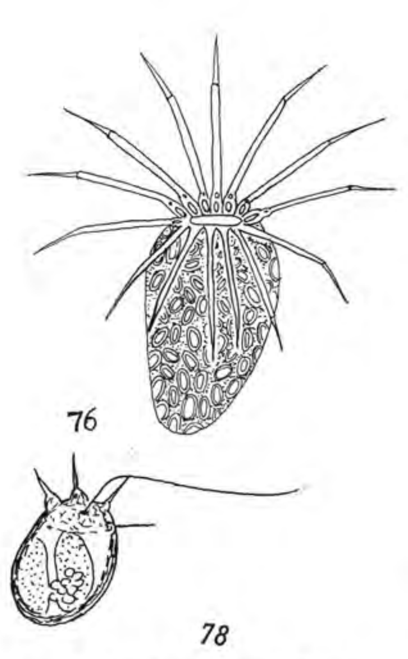


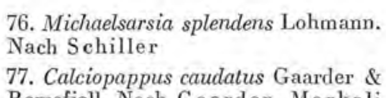
(synonym *Bernardosphaera* Lecal-Schlauder, (?) *Lacrymasphaera* Lecal)

Napfförmige Coccolithen und oral gegliederte strahlenförmige Coccolithen. Coccosphären kugelig mit weiter Mündung . . . .
hierher vermutlich (?) *Michaelsarsia* Gran in Murray und Hjort (Abb. 76)

Caneolithen ohne distale Scheibe und oral lange Strahlen. Coccosphäre kegelförmig mit einem dünnen aboralen Fortsatz, mit Mündung . . . . *Calciopappus* Garder und Ramsfjell (Abb. 77)

Coccolithen napfförmig, Mündungscoccolithen mit Querbrücke und nadelförmigem Zentralfortsatz, Coccosphäre ovoid, mit Mündung . . . . hierher vermutlich (?) *Najadea* Schiller (Abb. 78)







76. *Michaelsarsia splendens* Lohmann. Nach Schiller

77. *Calciopappus caudatus* Gaarder & Ramsfjell. Nach Gaarder, Markali & Ramsfjell

78. *Najadea* Schiller. Nach Schiller

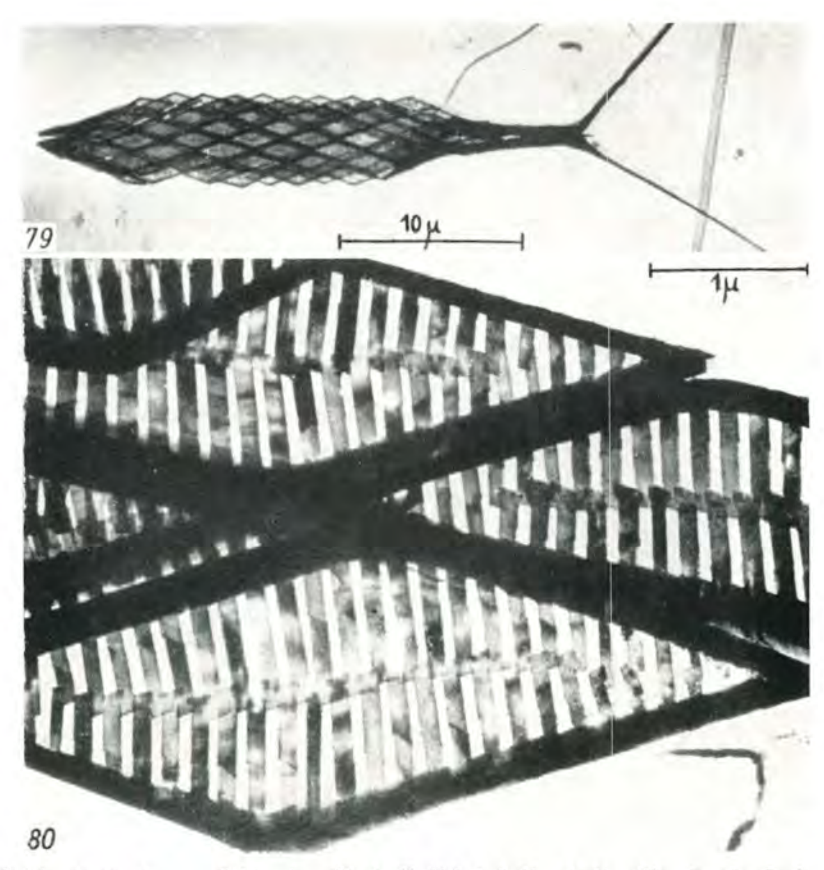
Scapholithen

22.

Rhombische Coccolithen und einfache Strahlen an einem oder beiden Polen der Coccosphäre . . . . *Calciosolenia* Gran in Murray und Hjort (Abb. 79)
(synonym partim *Scapholithus* Deflandre in Deflandre und Fert)

Rhombische Coccolithen und einfache Strahlen am anterieuren Pol der Coccosphäre . . . . *Acanthosolenia* Bernard (Abb. 81)
(synonym partim *Scapholithus* Deflandre in Deflandre und Fert)

Coccosphäre nur mit rhombischen Coccolithen, ohne Strahlen . . . . *Anoplosolenia* Deflandre in Grassé (Abb. 80)
(synonym partim *Scapholithus* Deflandre in Deflandre und Fert)



79. *Calciosolenia sinuosa* Schlauder. Nach Halldal & Markali; 80. *Anoplosolenia brasiliensis* (Lohmann). Nach Halldal & Markali

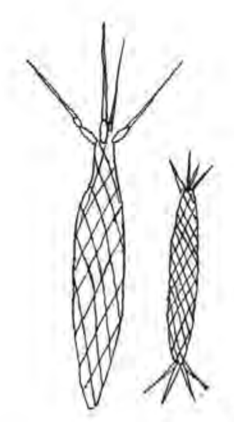
Anhang

Coccosphären mit im Lichtmikroskop einheitlicher, mehr oder weniger homogener Hülle, die auf Grund ihrer Mündung und ihres Schwebeapparates in die Nähe der Calciosoleniaceae und Syracosphaeraceae gestellt werden.

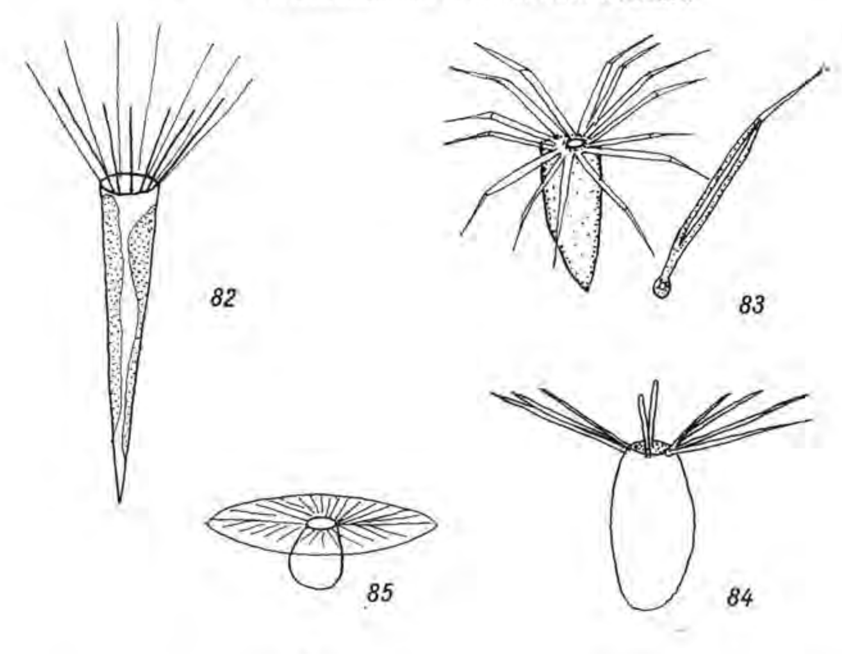
23.

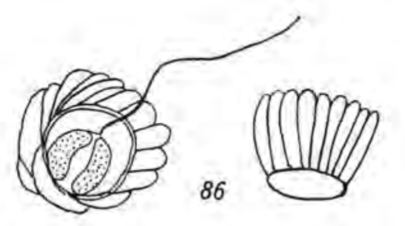
Hülle glatt, kegelförmig, mit einfach stabförmigen Schwebefortsätzen um die Mündung . . . . *Calcioconus* Schiller (Abb. 82)

Hülle glatt, kegelförmig, mit gegliederten, stabförmigen Schwebefortsätzen um die Mündung . . . . *Halopappus* Lohmann (Abb. 83)



81. *Acanthosolenia* Bernard. Nach Bernard





82. *Calcioconus* Schiller. Nach Schiller; 83. *Halopappus* Lohmann. Nach Schiller; 84. *Thalassopappus* Kamptner. Nach Kamptner; 85. *Petalosphaera* Lohmann. Nach Schiller; 86. *Deutschlandia* Lohmann. Nach Schiller

Hülle glatt, ovoid, mit Rhabdolithen aus einer basalen Scheibe und einem Zentralfortsatz um die Mündung . . . . *Thalassopappus* Kamptner (Abb. 84)
Hülle glatt, krugförmig, mit breitem, geadertem Schwebeschirm um die Mündung . . . . *Petalosphaera* Lohmann (Abb.85)
Hülle glatt, linsenförmig, mit Schwebegürtel aus blattförmigen Coccolithen . . . . *Deutschlandia* Lohmann (Abb. 86)

Cyrtolithen

24.

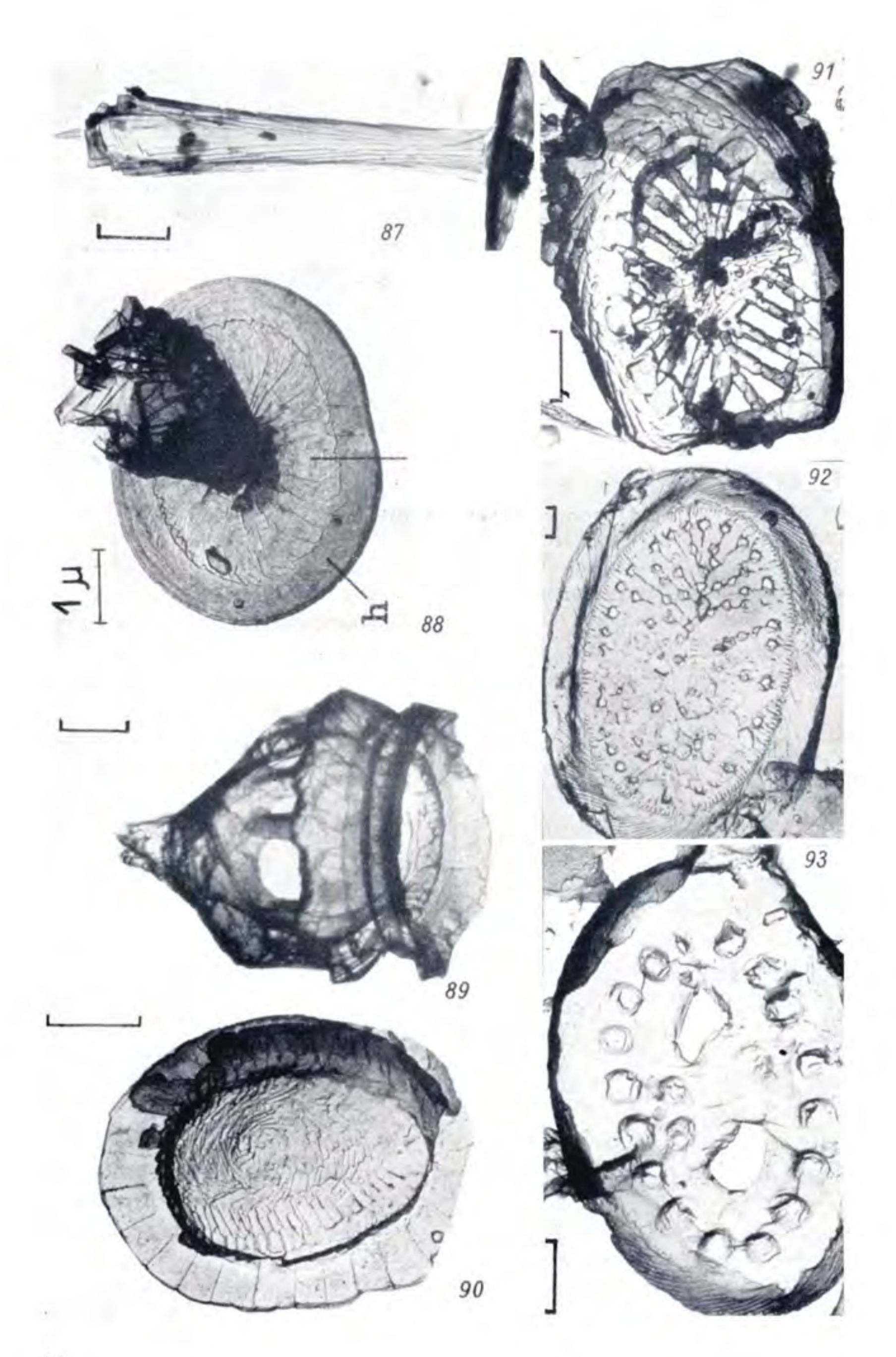
Gewölbter Boden und zwei Scheiben . . . . . *Cepekiella* Roth (Abb. 90)
Gewölbter Boden mit Zentralfortsatz, eine Scheibe 25
Gewölbter Boden warzenförmig, eine Scheibe 26
Gewölbter Boden helmförmig, eine Scheibe . . . . *Naninfula* Perch-Nielsen (Abb. 89) (synonym *Discoturbella* Roth)
Cyrtolithen mit gewölbtem Boden und einer Scheibe, blattförmige Coccolithen um die Mündung der Coccosphäre . . . . *Anthosphaera* Kamptner (Abb. 94)
Scheibe ohne Boden . . . . hierher vermutlich (?) *Calcitrema* Kamptner (Abb. 99)

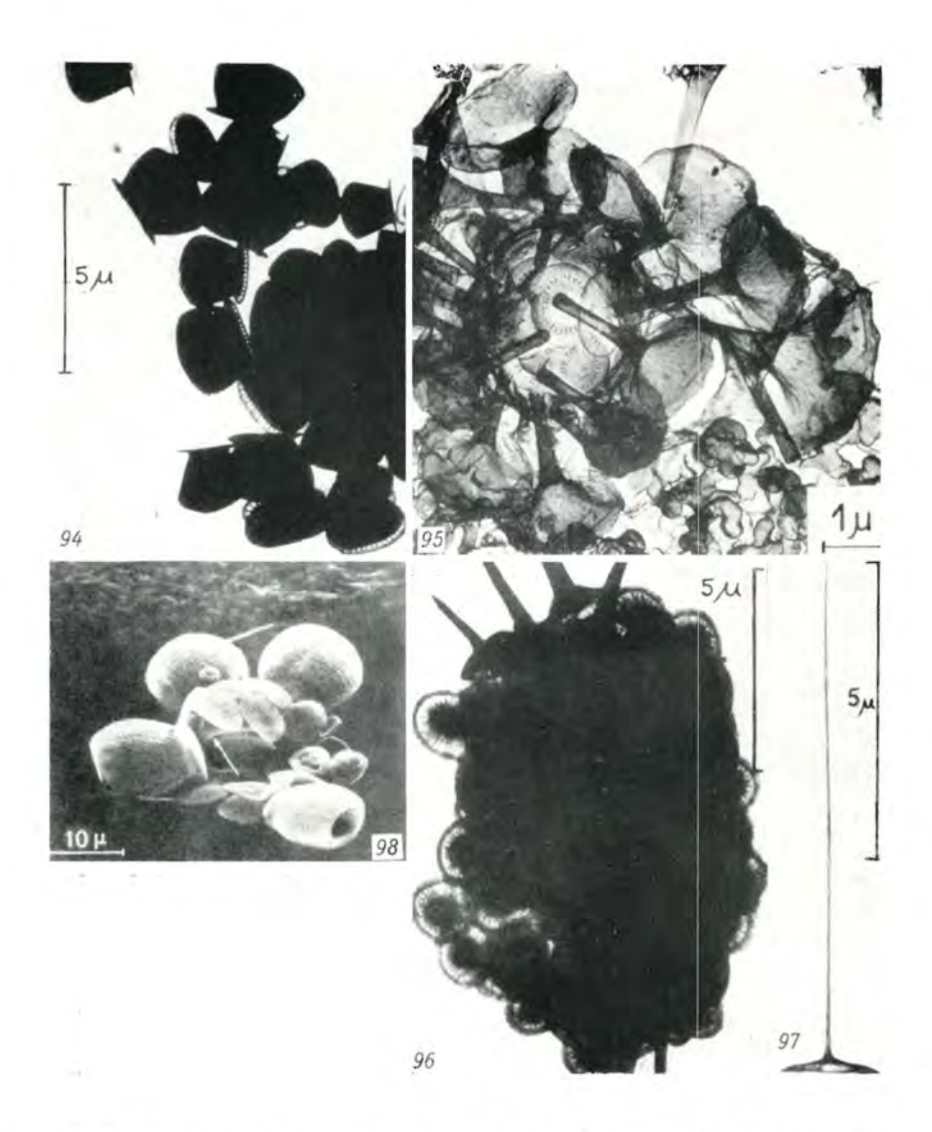
25.

Zentralfortsatz distal trompetenförmig erweitert, Coccosphäre kugelig, ohne Mündung . . . . *Discosphaera* Haeckel (Abb. 95)
Vertreter: *Discophaera tubifera* (Murray und Blackman)
Zentralfortsatz meist stab- bis keulenförmig, Coccosphäre kugelig, ohne Mündung . . . . *Rhabdosphaera* Haeckel (Abb.87, 88) (synonym *Rhabdolithus* Kamptner ex Deflandre in Grassé, *Blackites* Hay und Towe, *Aspidorhabdus* Hay und Towe, *Rhabdolithes* Schmidt).
Vor einer Trennung von zirkulären und elliptischen Arten ist eine Revision von *Rhabdolithus* Kamptner abzuwarten
Vertreter: *Rhabdosphaera clavigera* Murray und Blackman
Zentralfortsatz nadelförmig 26

26.

Kugelige bis ovoide Coccosphäre mit warzenförmigen Coccolithen und am Geißelpol mit Coccolithen mit langem nadelförmigem Zentralfortsatz. Hülle ohne Mündung, mit zwei langen Geißeln . . . . *Acanthoica* Lohmann (Abb. 96, 97)
Kugelige bis ovoide Coccosphäre ohne Mündung, nur mit warzenförmigen Coccolithen . . . . hierfür vermutlich (?) *Anacanthoica* Deflandre in Grassé (Abb. 100)


87
88
1 μ
h
89
90
91
92
93



87, 88. *Rhabdosphaera clavigera* (Murray & Blackman). Abb. 88 nach McIntyre & Bé; 89. *Naninfula deflandrei* Perch-Nielsen. Nach Perch-Nielsen; 90. *Cepekiella elongata* Roth. Nach Roth; 91. *Pontilithus obliquicancellatus* Gartner; 92. *Pontosphaera alta* Roth. Nach Roth; 93. *Transversopontis pulcheroides* (Sullivan)

94. *Anthosphaera quadricornu* (Schiller). Nach Halldal & Markali; 95. *Discosphaera tubifera* (Murray & Blackman). Nach McIntyre & Bé; 96, 97. *Acanthoica quattrospina* Lohmann. Nach McIntyre & Bé; 98. *Scyphosphaera apsteinii* Lohmann. Nach Gaarder

Dictyolithen

27.

Boden ohne Pore 28
Boden mit 2 Poren . . *Transversopontis* Hay, Mohler und Wade (Abb. 93)
ohne Boden . . . . *Loxolithus* Noël (Abb. 103)

28.

Wand flach, Coccolithen napf- bis schüsselförmig 29
Wand hoch, Coccolithen becher- bis röhren- oder tütenförmig 30

29.

Kein Dimorphismus, nur napf- bis schüsselförmige Coccolithen, Coccosphäre kugelig bis ovoid, ohne Mündung, mit 2 Geißeln . . . . . .
. . . . *Pontosphaera* Lohmann (Abb. 92)
(synonym *Discolithus* Kamptner ex Deflandre in Piveteau, *Discolithina* Loeblich und Tappan, *Crassapontosphaera* Boudreaux und Hay, *Koczyia* Boudreaux und Hay)
Dimorphismus vorhanden 30

30.

Nur große becherförmige Coccolithen, Coccosphäre kugelig, ohne Mündung, mit 2 Geißeln . . . .
hierher vermutlich (?) *Lohmannosphaera* Schiller (Abb. 101)
Dimorphismus vorhanden. Neben napf- bis schüsselförmigen Coccolithen treten ungleich große becher- bis röhrenförmige Coccolithen auf . . . 31

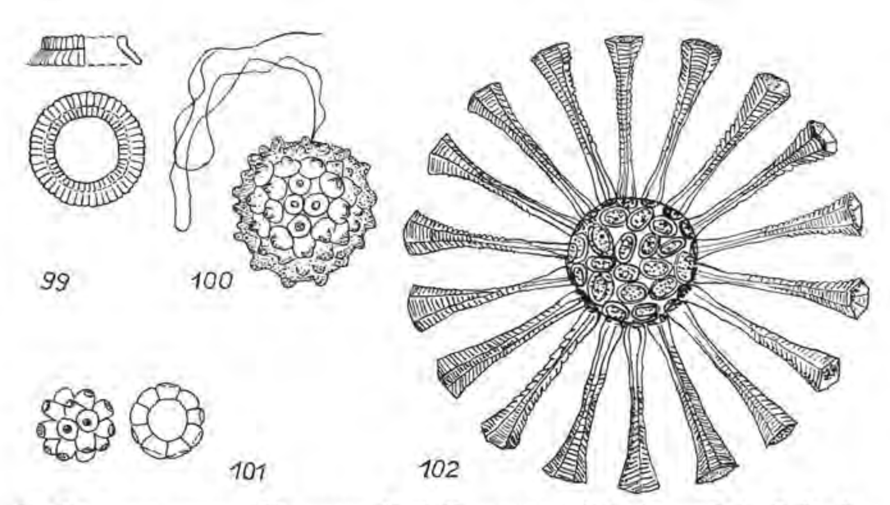
31.

Becher- bis tonnenförmige Coccolithen bilden an der kugeligen Coccosphäre einen äquatorialen Schwebeapparat . . . .
. . . . *Scyphosphaera* Lohmann (Abb. 98)
Tüten- bis röhrenförmige Coccolithen bilden an der kugeligen Coccosphäre einen äquatorialen Schwebeapparat . . . .
hierfür vermutlich (?) *Thorosphaera* Ostenfeld (Abb. 102)
Neben napfförmigen Coccolithen treten an den Coccosphären in unregelmäßigen Abständen keulenförmige Coccolithen auf, die mit Warzen verziert sind . . . .
hierher vermutlich (?) *Clavosphaera* Lecal-Schlauder (Abb. 72)
Becherförmige Coccolithen unterschiedlicher Höhe bedecken die Coccosphäre . . . .
hierher vermutlich (?) *Algirosphaera* Schlauder

Stelolithen

32.

Coccolithen ohne distale Stacheln 33



99. *Calcitrema praeceps* Kamptner. Nach Kamptner; 100. *Anacanthoica* Deflandre. Nach Schiller; 101. *Lohmannosphaera* Schiller. Nach Schiller; 102. *Thorosphaera* Ostenfeld. Nach Bernard

Coccolithen mit distalen Stacheln 34
Große ringförmige distale Scheibe, konische Säule, kleine basale Scheibe und ein Boden . . . . *Hayella* Gartner (Abb. 104)
(non *Hayella* Roth non Gartner)
Große diskusförmige distale Scheibe, hohe zylindrische Säule und ein radial-gedreht gestreifter Boden, keine basale Scheibe . . . . *Heliolithus* Bramlette und Sullivan (Abb. 105)
Distale und basale Scheibe fehlen, nur eine hohe, zylindrische Säule, distal- und rosettenförmig . . . . partim *Fasciculithus* Bramlette und Sullivan (Abb. 106, 107)

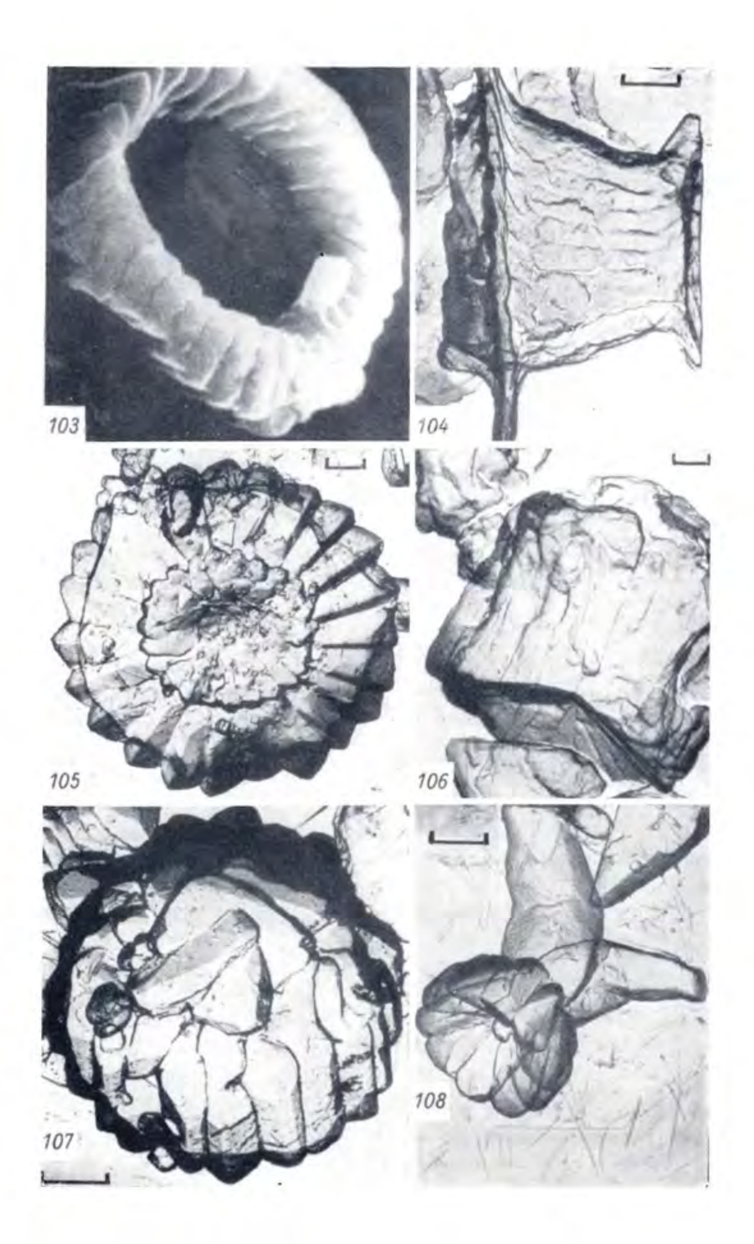
34.

Distaler Stachel stumpf, niedriger als die Säule, von einer distalen Scheibe oder lateralen Elementen umgeben. Säule z. T. gefurcht . . . . partim *Fasciculithus* Bramlette und Sullivan (Abb. 109)
Distal einfache oder sich aufgabelnde, distale Stacheln und eine relativ niedrige zylindrische Säule. Distal laterale Elemente . . . . *Sphenolithus* Deflandre in Grassé (Abb. 108)
(synonym *Nannoturbella* Brönnimann und Stradner, *Furcatolithus* Martini)

Rhagolithen

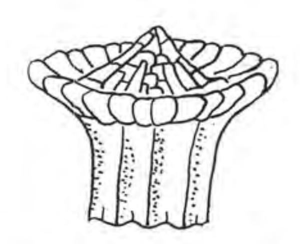
35.

Wand flach, aus dachziegelförmig übereinander liegenden Randblättchen 36



103. *Loxolithus* sp. Nach Forchheimer; 104. *Hayella situliformis* Gartner. Nach Gartner; 105. *Heliolithus* sp. Nach Bukry; 106. *Fasciculithus tympaniformis* Hay & Mohler. Nach Hay u. a.; 107. *Fasciculithus tympaniformis* Hay & Mohler. Nach Bukry; 108. *Sphenolithus ciperoensis* Bramlette & Wilcoxon. Nach Roth

109. *Fasciculithus janii* Bramlette & Wilcoxon. Nach Perch-Nielsen, umgezeichnet

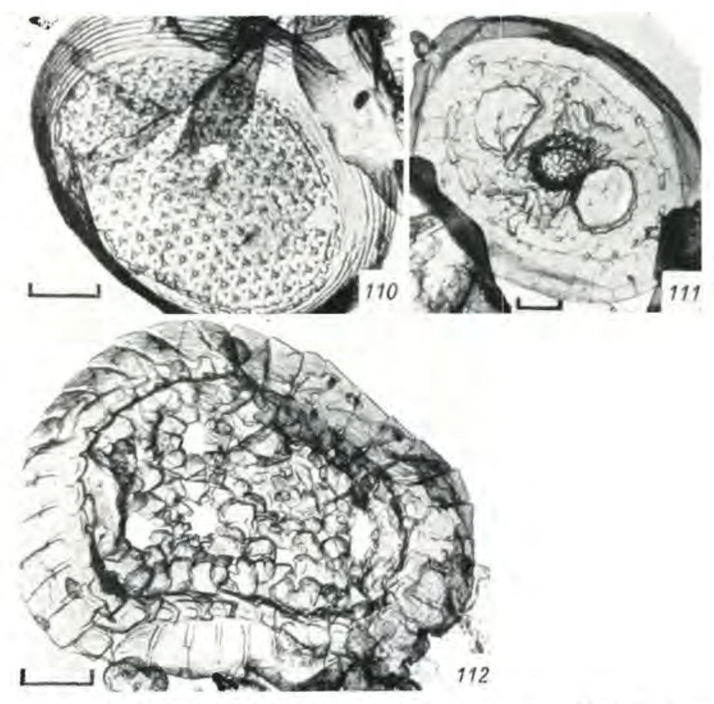


Wand hoch, aus ± senkrecht stehenden Randblättchen 37

36.

Boden mit oder ohne Zentralfortsatz, z. T. mit Zentralpore . . . .
. . . . *Rhagodiscus* Reinhardt (Abb. 110)
(synonym partim *Rhabdolithina* Reinhardt, (?) *Angulofenestrellithus* Bukry)

Boden mit 2 Poren in den Ellipsenbrennpunkten, mit oder ohne Zentral-



110. *Rhagodiscus asper* (Stradner); 111. *Reinhardtites brooksii* (Bukry). Nach Bukry; 112. *Nephrolithus frequens* Górka

fortsatz . . . . *Reinhardtites* Perch-Nielsen (Abb. 111)
(synonym *Amphizygus* Bukry)

37.

Wand elliptisch 38
Wand nierenförmig . . . . *Nephrolithus* Górka (Abb. 112)

38.

Ohne Boden, mit oder ohne Querbrücke . . *Crepidolithus* Noël (Abb. 113)
Mit Zentralkreuz oder mit Boden 45
Mit Zentralfortsatz 39

39.

Zentralfortsatz schlank . . *Parhabdolithus* Deflandre in Grassé (Abb. 114)



113



114



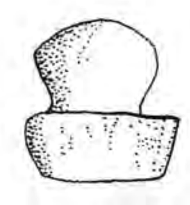
113. *Crepidolithus crassus* Deflandre. Nach Noël; 114. *Parhabdolithus liasicus* Deflandre. Nach Noël; 115. *Goniolithus fluckigeri* Deflandre. Nach Stradner & Edwards

Zentralfortsatz birnenförmig . . . .
. . . . *Mitrolithus* Deflandre in Deflandre und Fert (Abb. 116)
(synonym *Alvearium* Black)

Goniolithen

40.

Coccosphäre aus 12 pentagonalen Coccolithen . . . .
. . . . *Goniolithus* Deflandre (Abb. 115)



116. *Mitrolithus elegans* Deflandre. Nach Deflandre & Fert, umgezeichnet

Ethmolithen

41.

Ohne Zentralfortsatz, elliptisch . . . . *Cribrosphaerella* Deflandre in Piveteau (Abb. 117)
(synonym *Cribrosphaera* Archangelsky, *Favocentrum* Black, *Cretadiscus* Gartner)
Ohne Zentralfortsatz, nierenförmig . . . . *Nephrolithus* Górka (Abb. 112)
Mit Zentralfortsatz . . . . *Ethmorhabdus* Noël (Abb. 118)

Zeugolithen

42.

Ohne Zentralstruktur . . . . *Loxolithus* Noël (Abb. 103)
Zentral mit Speichen, Kreuz oder Brücke 43
Zentral mit Speichen, Kreuz oder Brücke und einem radial gestreiften Boden . . . . *Pontilithus* Gartner (Abb. 91)

43.

Mit radnabenförmigen Speichen . . . *Ahmuellerella* Reinhardt (Abb. 122)
Mit Zentralkreuz, z. T. mit Zentralfortsatz 44
Mit Brücke 46
Mit einem Fortsatz und 4 parallelen Elementen . . . . *Eurhabdus* Reinhardt (Abb. 123)

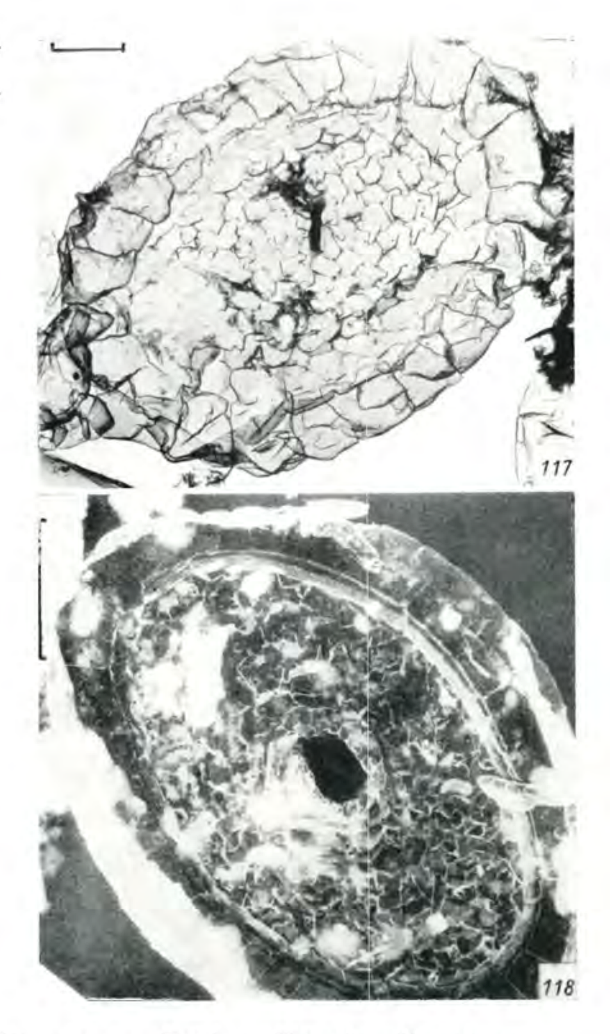
44.

Mit innerem Elementzyklus . . . . *Eiffellithus* Reinhardt (Abb. 123)
(synonym *Clinorhabdus* Stover)
Ohne inneren Elementzyklus 45

45.

Wand sehr hoch, Randblättchen steilstehend, nebeneinander . . . . *Cylindralithus* Bramlette und Martini (Abb. 119)
Wand sehr hoch, Randblättchen dachziegelförmig angeordnet . . . . *Chiphragmalithus* Bramlette und Sullivan (Abb. 125)
Wand flach . . . . *Neococcolithes* Sujkowski (Abb. 120)

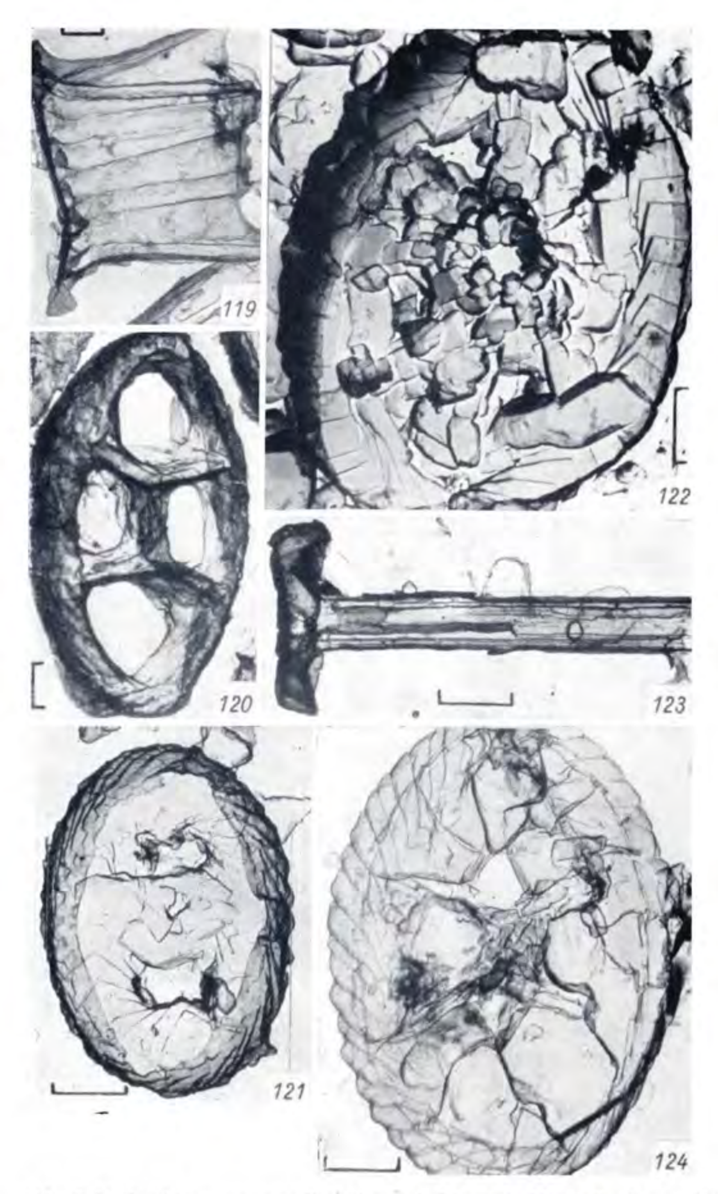
117. *Cribrosphaerella ehrenbergi* (Archangelsky); 118. *Ethmorhabdus* aff. *gallicus* Noël. Nach Noël



(synonym *Zygolithus* Kamptner ex Matthes, *Heliorthus* Brönnimann und Stradner, (?) *Staurolithites* Caratini, (?) *Vekshinella* Loeblich und Tappan, (?) *Ephippium* Vekšina non Bolten, *Chiastozygus* Gartner, *Vagalapilla* Bukry)

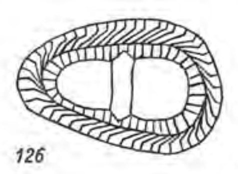
46.

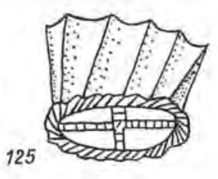
Mit gleichmäßig ausgebildeter elliptischer Wand . . . . *Zygodiscus* Bramlette und Sullivan (Abb. 121)
(synonym *Zeugrhabdotus* Reinhardt, *Glaukolithus* Reinhardt, *Tranolithus* Stover)



119. *Cylindralithus serratus* Bramlette & Martini. Nach Bukry; 120. *Neococcolithes dubius* (Deflandre). Nach Perch-Nielsen; 121. *Zygodiscus* sp.; 122. *Ahmuellerella octoradiata* (Górka); 123. *Eurhabdus luciformis* Reinhardt; 124. *Eiffellithus turriseiffeli* (Deflandre)

125. *Chiphragmalithus acanthodes* Bramlette & Sullivan. Nach Perch-Nielsen, umgezeichnet; 126. *Lophodolithus* sp. Nach Perch-Nielsen, umgezeichnet





Mit asymmetrisch ausgebildeter elliptischer Wand . . . .
. . . . *Lophodolithus* Deflandre in Deflandre und Fert (Abb. 126)

Podorhabdolithen

47.

Mit radnabenförmigen Speichen oder Zentralkreuz, Scheiben polygonal bis rund 48

Mit Zentralkreuz ohne Porenumrandung, z. T. mit Zentralfortsatz, mit innerem Elementzyklus . . . . *Prediscosphaera* Vekšina (Abb. 127, 128) (synonym *Deflandrius* Bramlette und Martini)

Mit Zentralkreuz oder mehrarmiger Zentralstruktur, jede Pore von je einem Elementzyklus umrandet, z. T. mit Zentralfortsatz, mit innerem Elementzyklus 49

In Basalansicht oder im polarisationsmikroskopischen Bild mit 8 windmühlenflügelartigen Keilen im Zentralfeld oder mit Zentralkreuz und in jedem Quadranten weiteren Elementen 50

Mit gitterförmiger Zentralstruktur . . . . . *Sollasites* Black (Abb. 129) (synonym *Costacentrum* Bukry, *Heteromarginatus* Bukry)

48.

Mit peripheren Fortsätzen . . . . . . *Stephanolithion* Deflandre (Abb. 130)

Ohne periphere Fortsätze, polygonale bis rhombische Arten mit Zentralkreuz oder Speichen, elliptische Arten mit zentralen Speichen . . .
. . . . *Corollithion* Stradner (Abb. 131)

49.

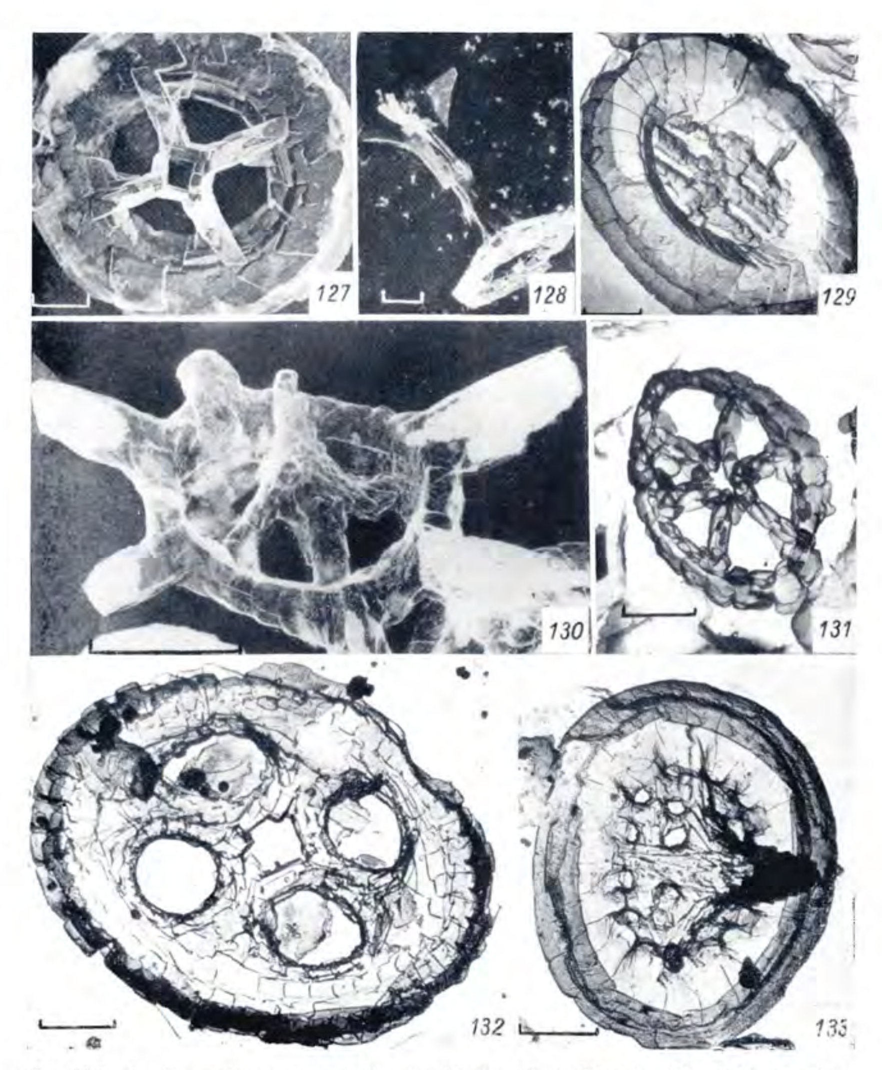
Mit zwei bis acht Poren . . . . *Podorhabdus* Noël (Abb. 132) (synonym *Hexapodorhabdus* Noël)

Mit zahlreichen Poren . . . . *Dodekapodorhabdus* Perch-Nielsen (Abb. 134)

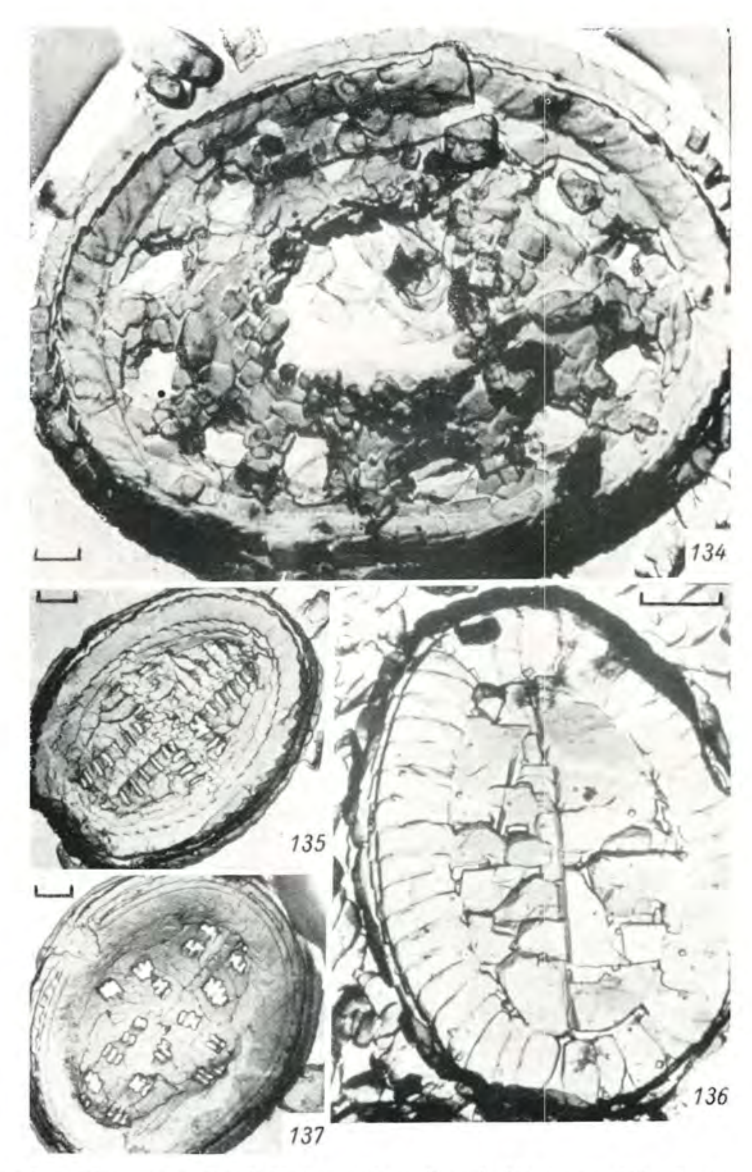
50.

Mit Zentralkreuz und einem Boden aus Granulae oder granulaten Stegen
. . . . *Cretarhabdus* Bramlette und Martini (Abb. 133) (synonym *Stradneria* Reinhardt, *Polypodorhabdus* Noël)

Mit Zentralkreuz aus paarig angeordneten Elementen und einem Sieb oder Lamellen in jedem Quadranten . . . .
. . . . *Broinsonia* Bukry (Abb. 135) (synonym *Aspidolithus* Noël)



127, 128. *Prediscosphaera cantabrigensis* (Black). Nach Black; 129. *Sollasites horticus* (Stradner). Nach Bukry; 130. *Stephanolithion bigoti* Deflandre. Nach Noël; 131. *Corollithion ellipticum* Bukry; 132. *Podorhabdus dietzmanni* (Reinhardt); 133. *Cretarhabdus* sp.



134. *Dodekapodorhabdus noelae* Perch-Nielsen. Nach Perch-Nielsen; 135. *Broinsonia orthocancellata* Bukry. Nach Bukry; 136. *Arkhangelskiella cymbiformis* Vekšina?; 137. *Gartnerago obliquum* (Stradner). Nach Bukry

Quadranten vollkommen mit Elementen erfüllt. Während diese zwischen gekreuzten Nicols das Bild von 8 windmühlenflügelartigen Keilen ergeben, zeigt der Rand 4 radiale Auslöschungsbänder. In Basalansicht z. T. ein schmaler innerer Elementzyklus. In Distalansicht z. T. ein innerer Elementzyklus . . . . *Arkhangelskiella* Vekšina (Abb. 136)

Quadranten vollkommen mit Elementen erfüllt. Während diese zwischen gekreuzten Nicols das Bild von 8 windmühlenflügelartigen Keilen ergeben, zeigt der Rand 4 schräge Auslöschungsbänder. In Basal- und Distalansicht ein breiter innerer Elementzyklus . . . . *Gartnerago* Bukry (Abb. 137) (synonym *Laffittius* Noël)

Holococcolithen

51.

Mützenförmige Coccolithen 52

Mützenförmige Coccolithen mit großen Poren und stacheligen Fortsätzen . . . . *Homozygosphaera* Deflandre in Grassé (Abb. 138) (synonym *Daktylethra* Gartner in Gartner und Bukry)

Coccolithen mit zentralen Brücken oder Zentralkreuz (Zygolithen) . . 49

Coccolithen mit polygonaler Basis und Zentralfortsatz.
Hierher könnte nach polarisationsmikroskopischem Bild *Rhabdothorax* Kamptner gehören.

Scheiben-, napf- oder schüsselförmige Coccolithen 57

Verlängertes Hexagon mit zentraler Vertiefung, aus 6 Keilen zusammengesetzt, deren Suturen als Rippen ausgebildet sind . . . . *Lanternithus* Stradner (Abb. 139)

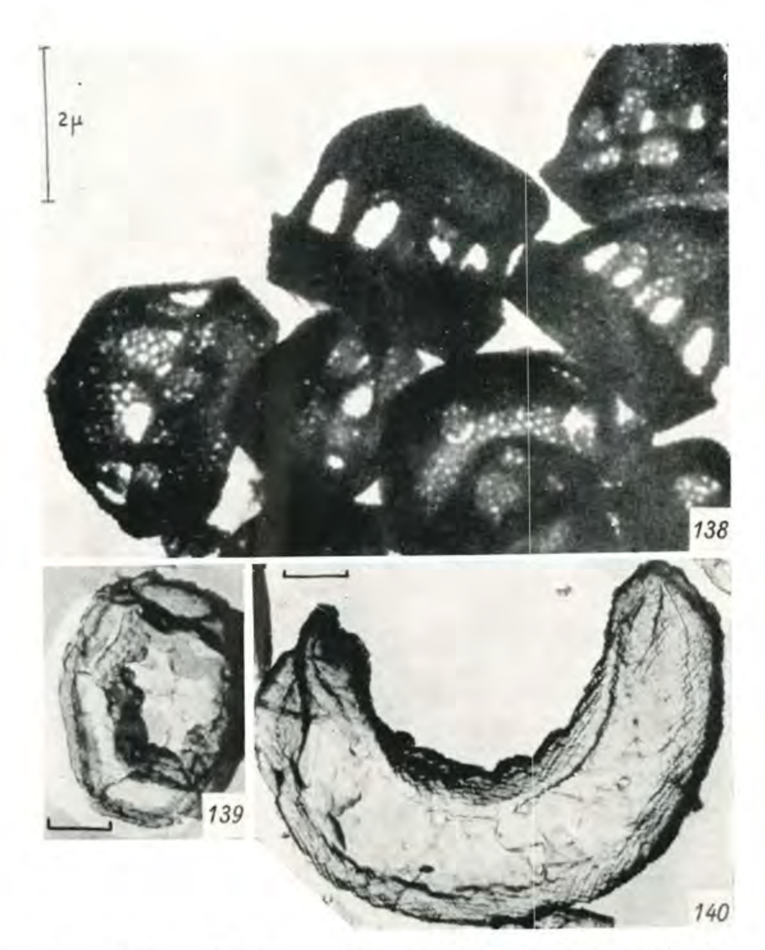
Halbmondförmige Körper . . . . *Peritrachelina* Deflandre in Grassé (Abb. 140)

Hexagonale Körper mit konvexen Seiten, auf jeder Seite alternierend versetzt 3 vom Zentrum ausgehende Rippen, die sich mehrfach aufgabeln . . . . *Polycladolithus* Deflandre in Deflandre und Fert (Abb. 141)

Hexagonale Körper mit konvexen Seiten, auf jeder Seite alternierend versetzt 3 vom Zentrum ausgehende Rippen, die sich als Arme peripher fortsetzen . . . . *Trochoaster* Klumpp (Abb. 142)

Polygonale Körper mit konvexen Seiten und 12 strahlenförmig angeordneten Rippen und mehreren Querrippen . . . . *Martiniaster* Loeblich und Tappan (Abb. 143) (synonym *Coronaster* Martini non Perrier)

Ein zahnkranzförmiger elliptischer bis runder Ring mit 7 bis 12 peripheren Fortsätzen (Zähnen) . . . . hierher vermutlich (?) *Corannulus* Stradner (Abb. 144) (synonym *Diademopetra* Hay, Mohler und Wade)



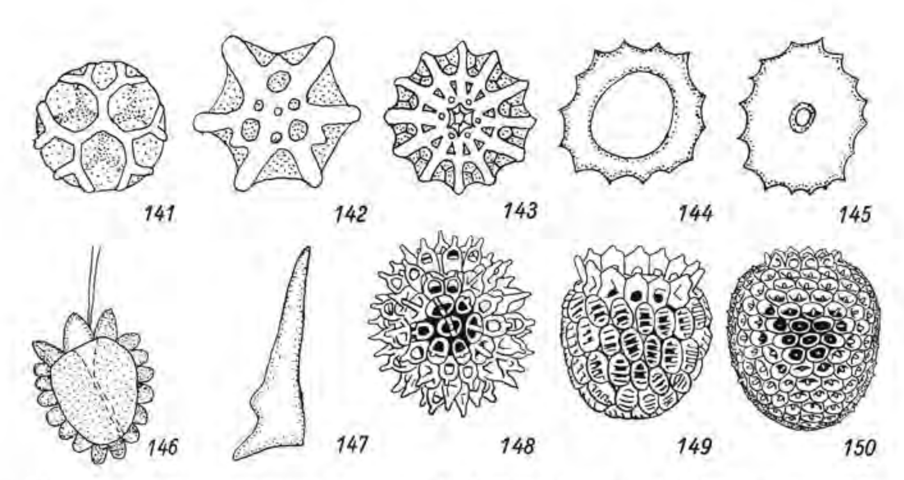
138. *Homozygosphaera tholifera* (Kamptner). Nach Halldal & Markali; 139. *Lanternithus minutus* Stradner. Nach Gartner & Bukry; 140. *Peritrachelina joidesa* Bukry & Bramlette. Nach Gartner & Bukry

52.

Kein Dimorphismus der mützenförmigen Coccolithen, Coccosphäre mit Mündung . . . . *Calyptrosphaera* Lohmann (Abb. 153, 154)
(synonym partim *Calyptrolithus* Kamptner ex Deflandre in Piveteau)

Dimorphismus vorhanden . . . .
hierher vermutlich (?) *Sphaerocalyptra* Deflandre in Grassé (Abb. 146)

Mit Zentralfortsatz 54



141. *Polycladolithus operosus* Deflandre. Nach Bramlette & Sullivan, umgezeichnet; 142. *Trochoaster simplex* Klumpp. Nach Perch-Nielsen, umgezeichnet; 143. *Martiniaster fragilis* (Martini). Nach Perch-Nielsen, umgezeichnet; 144. *Corannulus germanicus* Stradner. Nach Stradner, umgezeichnet; 145. *Guttilithion cassum* Stradner. Nach Stradner, umgezeichnet; 146. *Sphaerocalyptra* Deflandre. Nach Schiller, umgezeichnet; 147. *Orthorhabdus serratus* Bramlette & Wilcoxon. Nach Bramlette & Wilcoxon gezeichnet; 148. *Corisphaera* Kamptner. Nach Kamptner, umgezeichnet; 149. *Helladosphaera* Kamptner. Nach Kamptner, umgezeichnet; 150. *Zygosphaera* Kamptner. Nach Kamptner, umgezeichnet

53.

Ohne Zentralfortsatz 56

54.

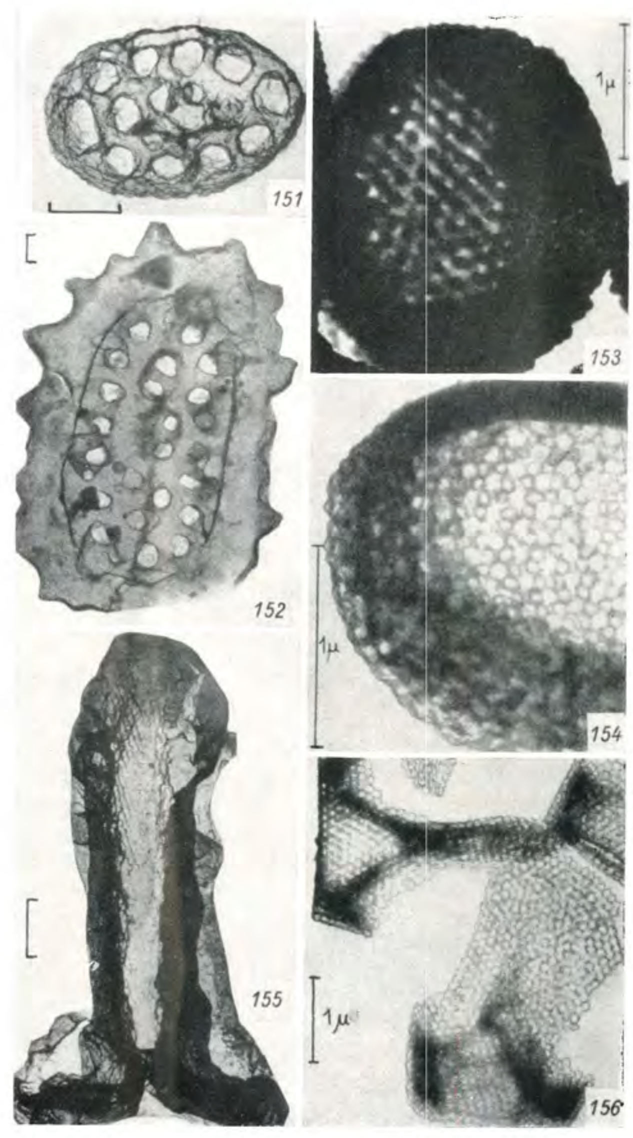
Zentralfortsatz als Blatt oder vierkantige Säule ausgebildet 55
Zentralfortsatz mit dreieckigem Querschnitt . . . .
. . . . *Orthorhabdus* Bramlette und Wilcoxon (Abb. 147)

55.

Kein Dimorphismus der Coccolithen, Coccosphäre mit Mündung . . .
. . . . *Periphyllophora* Kamptner (Abb. 155, 156)
(synonym (?) *Zygrhablithus* Deflandre, (?) *Sujkowskiella* Hay, Mohler und Wade)
Dimorphismus vorhanden 56

56.

Zygolithen einheitlich ausgebildet oder dimorph, Mündungscoccolithen mit höherer Querbrücke und mit kurzem, knopfartigem Zentralfortsatz
. . . . *Corisphaera* Kamptner (Abb. 148)
(synonym (?) *Orthozygus* Bramlette und Wilcoxon)



151. *Holodiscolithus macroporus* (Deflandre). Nach Gartner & Bukry; 152. *Clathrolithus spinosus* Martini. Nach Perch-Nielsen; 153, 154. *Calyptrosphaera oblonga* Lohmann. Nach Halldal & Markali; 155. *Periphyllophora bijugata* (Deflandre). Nach Gartner & Bukry; 156. *Periphyllophora mirabilis* (Schiller). Nach Halldal & Markali

Dimorphismus vorhanden, neben Zygolithen ohne Zentralfortsatz treten an der Mündung der Coccosphäre Zygolithen mit blattförmigem Zentralfortsatz auf . . . . *Helladosphaera* Kamptner (Abb. 149)

Dimorphismus vorhanden, neben tassen- bis napfförmigen Coccolithen treten an der Mündung der Coccosphäre Zygolithen mit Querbrücke oder Zentralkreuz und kurzem Zentralfortsatz auf . . . . *Zygosphaera* Kamptner (Abb. 150)

Dimorphismus vorhanden, neben napfförmigen Coccolithen treten an der Coccosphäre in unregelmäßigen Abständen keulenförmige Coccolithen auf, die mit Warzen verziert sind . . . .
hierher vermutlich (?) *Clavosphaera* Lecal-Schlauder (Abb. 72)

57.

Nur elliptische scheibenförmige Coccolithen mit Perforationen . . . . *Holodiscolithus* Roth (Abb. 151)

Nur elliptische schüssel- bis napfförmige Coccolithen, verhältnismäßig klein . . . . . Schwärmer von *Coccolithus pelagicus* (Wallich)

Dimorphismus vorhanden 56

Elliptische schüssel- bis napfförmige Coccolithen mit einem siebförmig perforierten Boden und einem Rand . . . . *Clathrolithus* Deflandre in Deflandre und Pert (Abb. 152)

Pentalithen und ähnliche Kalkkörper

58.

Aus 5 radialsymmetrisch angeordneten Platten 59

Aus 6 radialsymmetrisch angeordneten dreieckigen bis trapezoedrischen Platten . . . . *Hexalithus* Gardet (Abb. 157)

157 158 159 160 161

157. *Hexalithus noelae* Loeblich & Tappan. Nach Noël, umgezeichnet;

158. *Biantholithus sparsus* Bramlette & Martini;

159. *Braarudosphaera bigelowi* (Gran & Braarud);

160. *Micrantholithus fornicatus* Martini; 161. *Pemma papillatum* Martini

Aus 8 bis 12 radialsymmetrisch angeordneten Platten . . . . *Biantholithus* Bramlette und Martini (Abb. 158)
Aus zahlreichen (mehr als 5) sich überlappenden rhombischen bis polygonalen Elementen 60

59.

Platten trapezoidal . . . . *Braarudosphaera* Deflandre (Abb. 159)
Platten dreieckig . . . . *Micrantholithus* Deflandre in Deflandre und Fert (Abb. 160)
Platten dreieckig, mit je einer Grube . . . . *Pemma* Klumpp (Abb. 161)

60.

In Seitenansicht hyperboloidförmig . . . . *Lithastrinus* Stradner (Abb. 162) (synonym *Eprolithus* Stover, *Radiolithus* Stover, *Polycyclolithus* Forchheimer)
Seitenansicht unbekannt, runder Umriß . . . . *Hexangulolithus* Bukry (Abb. 163)

Asterolithen

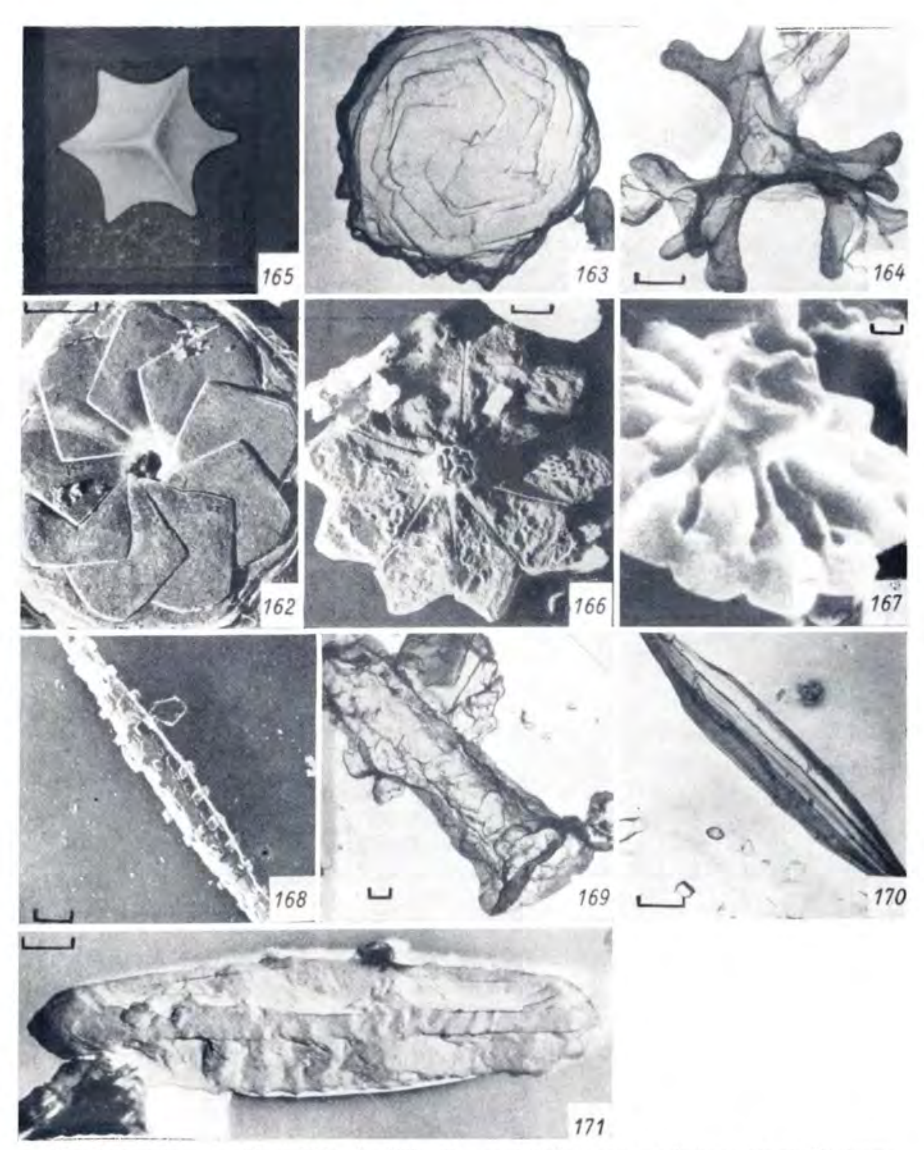
61.

Dreieckige Kalkkörper mit gleich ausgebildeten Flachseiten . . . . *Marthasterites* Deflandre (Abb. 164) (synonym *Tribrachiatus* Šamraj)
Rhomboeder mit konkaven Seiten und verlängerten Ecken . . . . *Rhomboaster* Bramlette und Sullivan (Abb. 165)
Sternförmige bis dreieckige Kalkkörper, beide Flachseiten ungleich gestaltet, als Einschlüsse in polymorphen Zellen. Zellen mit oder ohne zwei gleichlangen Geißeln, am Geißelpol z. T. eine Falte, mit 3 bis 13 fast scheibenförmigen Chromatophoren, z. T. Aufnahme von geformter Nahrung. Vermehrung durch Teilung oder (?) Gametenbildung . . . . *Discoaster* Tan Sin Hok (Abb. 166) (synonym *Agalmatoaster* Klumpp, *Asterolithes* Sujkowski, *Discoasteromonas* Bursa, *Eudiscoaster* Tan Sin Hok, *Gyrodiscoaster* Stradner in Stradner und Papp, *Heliodiscoaster* Tan Sin Hok, *Hemidiscoaster* Tan Sin Hok, (?) *Trochastrites* Stradner)
Sternförmige Kalkkörper, beide Flachseiten ungleich gestaltet, mit einem oben verbreiterten Zentralstab . . . . *Discoasteroides* Bramlette und Sullivan (Abb. 167)

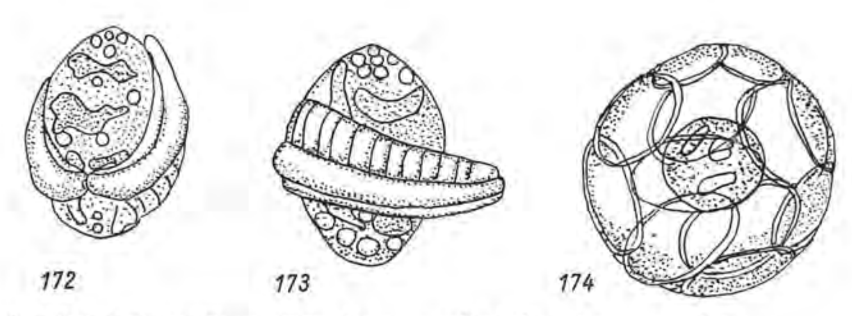
Ceratolithen

62.

Je ein einheitlich orientierter, hufeisenförmiger Kalkkörper umgibt, in einer Membran eingeschlossen, äquatorial die ovoide bis kugelige Zelle



162. *Lithastrinus* sp. Nach Black; 163. *Hexangulolithus primus* Bukry. Nach Bukry; 164. *Marthasterites furcatus* (Deflandre). Nach Bukry; 165. *Rhomboaster cuspis* Bramlette & Sullivan. Nach Bramlette & Sullivan; 166. *Discoaster barbadiensis* Tan Sin Hok. Nach Black; 167. *Discoasteroides kuepperi* (Stradner). Nach Haq; 168. *Microrhabdulus belgicus* Hay & Towe. Nach Black; 169. *Lucianorhabdus cayeuxi* Deflandre. Nach Bukry; 170. *Lithraphidites carniolensis* Deflandre. Nach Bukry; 171. *Triquetorhabdulus carinatus* Martini. Nach Lipps



172, 173, 174. *Ceratolithus cristatus* Kamptner. Nach Norris, umgezeichnet

mit 4 goldenbraunen, bandförmigen Chromatophoren. Zelle außerdem z. T. mit ringförmigen Coccolithen bedeckt . . . . *Ceratolithus* Kamptner (Abb. 172, 173, 174) (synonym (?) *Ceratolithina* Martini)

Beide Arme des hufeisenförmigen Kalkkörpers sind verschieden orientiert . . . . *Ceratolithoides* Bramlette und Martini (Abb. 175)

Microrhabdulithen

63.

Stäbe aus einheitlich orientierten Elementen 64

Stäbe aus alternierend orientierten Elementen, zylindrisch . . . . *Microrhabdulus* Deflandre (Abb. 168)

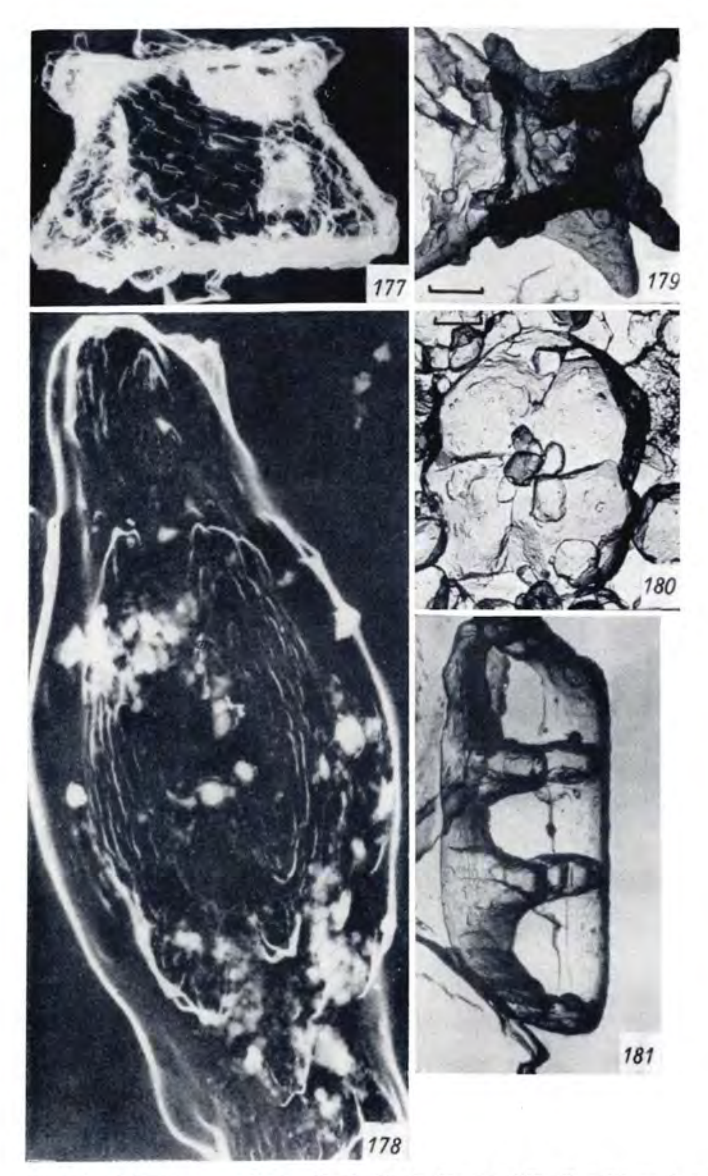
Stäbe aus 4 parallelen, jeweils anders orientierten Elementen . . . . *Lucianorhabdus* Deflandre (Abb. 169)

64.

Mit kreuzförmigem Querschnitt . . . *Lithraphidites* Deflandre (Abb. 170)

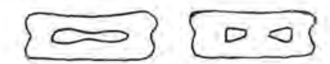
Mit dreieckigem Querschnitt . . . . *Triquetrorhabdulus* Martini (Abb. 171)

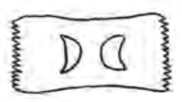
175. *Ceratolithoides kamptneri* Bramlette & Martini. Nach Bramlette & Martini gezeichnet; 176. *Microrhabdulinus ambiguus* Deflandre. Nach Deflandre umgezeichnet



177. *Brachiolithus quadratus* Noël. Nach Noël; 178. *Fusellinus insolitus* Noël. Nach Noël; 179. *Micula decussata* Vekšina. Nach Bukry; 180. *Tetralithus obscurus* Deflandre; 181. *Isthmolithus recurvus* Deflandre. Nach Hay, Mohler & Wade

182. *Bucculinus* Noël. Nach Noël, umgezeichnet



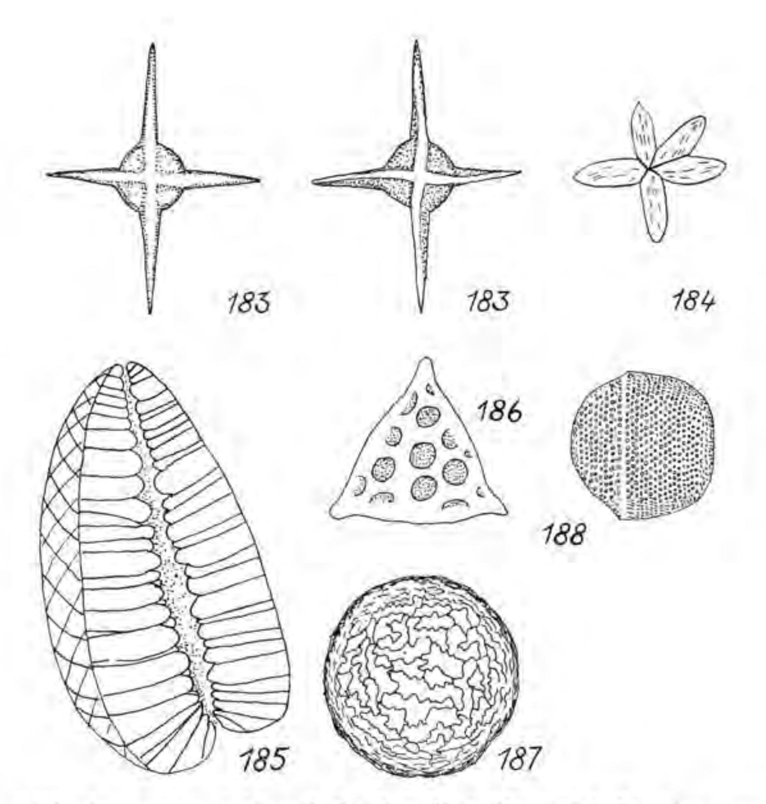


Mit zirkulärem Querschnitt (zylindrisch) . . . . *Microrhabdulinus* Deflandre (Abb. 176)

Kalkkörper unsicherer Stellung

65.

Viereckige Kalkkörper mit 4 kurzen Fortsätzen . . . . *Brachiolithus* Noël (Abb. 177)
Viereckige bis sohlenförmige Kalkkörper mit heliolithischer Struktur, mit 1 bis 2 Poren . . . . *Bucculinus* Noël (Abb. 182)
Leiterförmige, parallelogrammförmige Wand mit 1 bis 2 Sprossen (Querbrücken) . . *Isthmolithus* Deflandre in Deflandre und Pert (Abb. 181)
Spindelförmige Kalkkörper . . . . *Fusellinus* Noël (Abb. 178)
Würfelförmige Kalkkörper, meist mit konkaven Seiten und einer diagonalen Sutur . . . . *Micula* Vekšina (Abb. 179) (synonym *Nannotetraster* Martini und Stradner)
Würfelförmige Kalkkörper mit langen Fortsätzen an den Ecken . . . . *Nannotetrina* Achutan und Stradner (Abb. 183)
Kalkkörper aus 4 radialsymmetrisch angeordneten viereckigen vollen Elementen . . . . *Tetralithus* Gardet (Abb. 180)
Kalkkörper aus 4 radialsymmetrisch angeordneten spindelförmigen, hohlen Elementen . . . . *Perforocalcinella* Bóna (Abb. 184)
Konische, kugelige oder zylindrische Kalkkörper, 5 bis 50 μm lang, deren Längsachse von einem breiten, offenen Kanal durchzogen wird. Wand aus senkrechten Kalzitprismen in steigender Spirale angeordnet . . . . *Nannoconus* Kamptner (Abb. 185)
Dreieckige Kalkkörper aus einem Kristall mit drei Hauptöffnungen und mehreren Perforationen . . . . *Lithostromation* Deflandre (Abb. 186)
Flache, plankonvexe runde Kalkkörper aus einem Kalzitkristall mit unregelmäßig gezacktem Rand und einer zentralen Pore . . . . *Guttilithion* Stradner (Abb. 145)
Ein zahnkranzförmiger elliptischer bis runder Ring mit 7 bis 12 peripheren Fortsätzen (Zähnen) . . . . *Corannulus* Stradner (Abb. 144) (synonym *Diademopetra* Hay, Mohler und Wade)



183. *Nannotetrina* Achutan & Stradner. Nach Martini & Stradner, umgezeichnet; 184. *Perforocalcinella* Bóna. Nach Bóna, umgezeichnet; 185. *Nannoconus* sp. Nach Brönnimann, umgezeichnet; 186. *Lithostromation* sp.; 187. *Thoracosphaera* sp. Nach Stradner, umgezeichnet; 188. *Schizosphaerella* sp. Nach Stradner, umgezeichnet

66.

Kugelige Gehäuse, mit oder ohne Mündung, gebildet aus polygonalen/zusammenhängenden Kalzitkörpern . . . . *Thoracosphaera* Kamptner (Abb. 187)
(synonym (?) *Favolithora* Stradner)
Kamptner (1958) stellt in die Nähe von *Thoracosphaera* Kamptner *Rhabdothorax* Kamptner; polygonale Kalzitkörper mit Zentralfortsatz. Nach dem einheitlichen Verhalten zwischen gekreuzten Nicols könnte es sich aber auch um Holococcolithen handeln (siehe diese).
Gehäuse aus zwei ungleich großen halbkugeligen oder tonnenförmigen

Schalen. Die größere Schale umfaßt am Äquator die kleinere, aus zusammenhängenden Kalzitkörpern . . . . *Schizosphaerella* Deflandre und Dangeard (Abb. 188) (synonym *Nannopatina* Stradner)

Genera dubia (Zweifelhafte Gattungen)

Aethiopites Caratini, *Algirosphaera* Schlauder, *Caliptrosphaerites* Maslov, *Campylosphaera* Kamptner, *Coccochrysis* Conrad, *Cricolithus* Kamptner, *Cyclocalyptra* Kamptner, *Cyclodiscolithus* Kamptner, *Cyclolithella* Loeblich und Tappan (synonym *Cyclolithus* Kamptner ex Deflandre non Koenig), *Cylindrosphaera* Maslov, *Diazomatholithus* Noël, *Dictyolithus* Górka, *Eodiscoaster* Martini, *Fibrillinus* Noël, *Indumentalithus* Vekšina, *Lecalia* Loeblich und Tappan, *Mennerius* Ljul'eva, *Microrhabduloidus* Deflandre, *Navisolenia* Lecal, *Noëlites* Caratini, *Octolithites* Caratini, *Octopodorhabdus* Noël, *Palusphaera* Lecal, *Protolatipatella* Gartner, *Pseudococcolithus* Nishida, *Pseudorhabdosphaera* Lecal und Bernheim, *Pyrocyclus* Hay und Towe, *Rhabdocyclus* Lecal in Bernheim und Lecal non Lang und Smith, *Rhabdosphaerites* Maslov, *Rucinolithus* Stover, *Squamula* Ljul'eva, *Tansinius* Filipescu und Haganu (Coccolithen?, sich kreuzende Kristalle?), *Tessellatolithus* Haq (Kalkflagellate?), *Thalochrysis* Conrad.

9. Neue taxonomische Kombinationen

Cruciplacolithus neohelis (McIntyre und Bé 1967) n. comb. Basionym: *Coccolithus neohelis* McIntyre und Bé 1967, S. 369, Abb. 1 A – D
Gephyrocapsa huxleyi (Lohmann 1902) n. comb. Basionym: *Pontosphaera huxleyi* Lohmann 1902, S. 129, 130, Taf. 4, Fig. 1–9, Taf. 6, Fig. 69
Oolithotus fragilis (Lohmann 1912) n. comb. Basionym: *Coccolithophora fragilis* Lohmann 1912, S. 49, 54, Abb. 11
Periphyllophora bijugata (Deflandre in Deflandre und Fert 1954) n. comb. Basionym: *Zygolithus bijugatus* Deflandre in Deflandre und Fert 1954, S. 148, Taf. 11, Fig. 20, 21
Tremalithus umbilicus (Levin 1965) n. comb. Basionym: *Coccolithus umbilicus* Levin 1965, S. 265, Taf. 41, Fig. 2

10. Literaturverzeichnis

Bernard, F. (1948): Recherches sur le cycle du *Coccolithus fragilis* Lohmann. Flagellé dominant des mers chaudes. – J. Conseil Int. Expl. Mer. 15, S. 177–188, 2 Abb.

Black, M. (1965): Coccoliths. – Endeavour 24, S. 131–137, 25 Abb.

dgl. (1968): Taxonomic problems in the study od coccoliths. – Palaeontology 11, S. 793–813, Taf. 143–154

Braarud, T. (1961): Cultivation of marine organismus as a means of understanding environmental influences on populations. In: M. Sears (Hrsg.), Oceanography. Washington, S. 271–298

dgl., G. Deflandre, P. Halldal, & E. Kamptner (1953): Terminology, nomenclature, and systematics of the Coccolithophoridae. – Micropaleontology 1, S. 157 bis 159

Bradley, D. E. (1954): Evaporatet carbon films for use in electron microscopy. – Brit. J. appl. Phys. 5, S. 65–66

Bramlette, M. N., & E. Martini (1964): The great change in calcareous nannoplankton fossils between the Maestrichtian and Danian. – Micropaleontology 10, S. 291 bis 322, 7 Taf., 1 Abb.

dgl., & F. R. Sullivan (1961): Coccolithophorides and related nannoplankton of the early Tertiary in California. – ebd. 7, S. 129–188, 14 Taf., 1 Abb.

dgl., & Wilcoxon, J. A. (1967): Middle Tertiary calcareous nannoplankton of the Cipero Sektion, Trinidad, W. I. – Tulane Stud. Geol. 5, S. 93–131, 10 Taf.

Brown, R. M. jr., W. W. Franke, H. Kleinig, H. Falk, & P. Sitte (1969): Cellulosic wall component produced by the golgi apparatus of *Pleurochrysis scherffelii*. – Science 166, S. 894–896, 3 Abb.

Bukry, D. (1969): Upper Cretaceous coccoliths from Texas and Europe. – Univ. Kansas Pal. Contr. Art. 51 (Protista 2), 79 S., 50 Taf., 1 Abb.

dgl., & M. N. Bramlette (1969): Coccolith age determination, Leg 1, Deep sea drilling project. In: Ewing, M. u. a.: Initial reports of the deep sea drilling project. Bd. 1. Washington, S. 369–387, 7 Taf., 3 Abb.

Deflandre, G. (1952): Classe des Coccolithophoridés (*Coccolithophoridae* Lohmann, 1902). In: Grassé, P. P.: Traité de zoologie. Anatomie, systématique, biologie, Bd. 1, Teil 1: Phylogenie. Protozoaires: généralites. Flagellés. Paris

dgl., & C. Fert (1954): Observations sur les Coccolithophoridés actuels et fossiles en microscopie ordinaire et électronique. – Ann. Paléontol. Paris 10, S. 115–176, 15 Taf., 127 Abb.

Ehrenberg, C. C. (1836): Bemerkungen über feste mikroskopische, anorganische Formen in den erdigen und derben Mineralien. – Ber. Dtsch. Ak. Wiss., Jg. 1836, S. 85–85

Fott, B. (1970): Algenkunde. 2. Aufl. Jena, 581 S., 303 Abb.

Gaarder, K. R. (1962): Electron microscope studies on Holococcolithophorids. – Nytt. Mag. Bot. 10, S. 35–50, 12 Taf., 2 Abb.

dgl. (1967): Observations on the genus *Ophiaster Gran* (Coccolithineae). – Sarsia 29, S. 183–192, 4 Taf., 2 Abb.

Halldal, P., & J. Markali (1955): Electron microscope studies on coccolithophorids from the Norwegian Sea, the Gulf Stream and the Mediterranean. – Avh. Norske Vid.-Ak. Mat.-Naturv. Kl. 1955, Nr. 1, 30 S., 27 Taf.

dgl., dgl., & T. Nass (1954): A method for transferring objects from a light microscope to marked areas on electron microscope grids. – Mikroskopie 9, S. 197–200, 8 Abb.

Hay, W. W., H. P. Mohler, P. H. Roth, R. R. Schmidt, & J. E. Boudreaux (1967): Calcareous nannoplankton zonation of the Cenozoic of the Gulf Coast and

Caribbean-Antillean area, and transoceanic Correlation. – Trans. Gulf Coast Ass. Geol. Soc. 17, S. 428–480, 13 Taf.

Kamptner, E. (1937): Neue und bemerkenswerte Coccolithineen aus dem Mittelmeer. – Arch. Protistenk. 89, S. 279–316, Taf. 14–17

dgl. (1941): Die Coccolithineen der Südwestküste von Istrien. – Ann. Naturhist. Mus. Wien 51, S. 54–159, 15 Taf.

dgl. (1954): Untersuchungen über den Feinbau der Coccolithen. – Arch. Protistenk. 100, S. 1–90, 50 Abb.

dgl. (1958): Betrachtungen zur Systematik der Kalkflagellaten, nebst Versuch einer neuen Gruppierung der Chrysomonadales. – ebd. 103, S. 54–116

Loeblich, A. R. jr., & H. Tappan (1966): Annotated index and bibliography of the calcareous nannoplankton. – Phycologia 5, S. 81–216

dgl., & dgl. (1967): Annotated index and bibliography of the calcareous nannoplankton II. – J. Pal. 42, S. 584–598

dgl., & dgl. (1969): Annotated index and bibliography of the calcareous nannoplankton III. – ebd. 43, S. 568–588

dgl., & dgl. (1970): Annotated index and bibliography of the calcareous nannoplankton IV. – ebd. 44, S. 558–574

dgl., & dgl. (1970): Annotated index and bibliography of the calcareous nannoplankton IV. – Phycologia 9, S. 157–174

Lohmann, H. (1902): Die Coccolithophoridae, eine Monographie der Coccolithen bildenden Flagellaten, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Mittelmeerauftriebs. – Arch. Protistenk. 1, S. 89–165, Taf. 4–6

McIntyre, A. (1967): Coccoliths as paleoclimatic indicators of Pleistocene glaciation. – Science 158, Nr. 3806, S. 1314–1317, 3 Abb.

dgl., & A. W. H. Bé (1967): Modern coccolithophoridae of the Atlantic Ocean. – I. Placoliths and Cyrtoliths. – Deep-Sea Res. 14, S. 561–597, 12 Taf., 17 Abb.

dgl., dgl., & M. R. Roche (1970): Modern Pazific coccolithophorida – a paleontologic thermometer. – (Vorausdruck)

Manton, I. (1964): The possible significance of some details of flagellar bases in plants. – J. R. micr. Soc. 82, S. 279–285, Taf. 76–79, 1 Abb.

Manton, J., & G. F. Leedale (1969): Observations on the microanatomy of *Coccolithus pelagicus* and *Cricosphaera carterae*, with special reference to the origin and nature of coccoliths and scales. – J. marin. biol. Ass. 49, S. 1–16, 14 Taf.

dgl., & L. S. Peterfi (1969): Observations on the fine structure coccoliths, scales and the protoplast of a freshwater coccolithophorid, *Hymenomonas roseola* Stein, with supplementary observation the protoplast of *Cricosphaera carterae*. – Proc. R. Soc. London Ser. B 172, S. 1–15, 10 Taf.

Martini, E. (1969): Nannoplankton aus dem Latdorf (locus typicus) und weltweite Parallelisierungen im oberen Eozän und unteren Oligozän. – Senckenberg. lethaea 50, S. 117–159, 4 Taf., 4 Abb.

dgl. (1970): Standard Palaeogene calcareous nannoplankton zonation. – Nature London 226, Nr. 5245, S. 560–561

dgl., & T. Worsley, (1970): Standard Neogene calcareous nannoplankton zonation. – ebd. 225, Nr. 5229, S. 289–290

Maslov, V. P. (1963): Vodorosli, mokhoobraznye, pilofitovye, plaunovidnye, chlenistostebel'nye, paporotniki. In: Orlov, Ju. A., Osnovy paleontologii. Bd. 14. Moskau, S. 152–161, 42 Abb.

Micheal, E. (1969): Der „Coccolithen-Test" als Kriterium gegen Calcitauflösung in Tonsedimenten. – N. Jb. Geol. Pal. Abh. 132, S. 301–308, Taf. 30, 2 Abb.

Müller, A. H. (1961): Großabläufe der Stammesgeschichte. Jena, 116 S., 4 Taf. 71 Abb.

Murray, G., & V. H. Blackman (1898): On the nature of the coccospheres and rhabdospheres. – Phil. Trans. R. Soc. London 190 B, S. 427–441, Taf. 15–16

Paasche, E. (1962): Coccolith formation. – Nature London 193, S. 1094–1095

Parke, M. (1961): Some remarks concerning the class Chrysophyceae. — Brit. Phys. Bull. 2, S. 47—55, 2 Taf.

dgl., & I. Adams (1960): The motile (*Crystallolithus hyalinus* Gaarder and Markali) and nonmotile phases in the life history of *Coccolithus pelagicus* (Wallich) Schiller. — J. marin. biol. Ass. 39, S. 263—274, 4 Taf.

Pascher, A. (1914): Über Flagellaten und Algen. — Ber. Dtsch. bot. Ges. 32, S. 136 bis 160

Perch-Nielsen, K. (1967): Eine Präparationstechnik zur Untersuchung von Nannoplankton im Lichtmikroskop und im Elektronenmikroskop. — Medd. Dansk Geol. Foren. 17, S. 129—130, 1 Taf.

Pringsheim, E. C. (1955): Kleine Mitteilungen über Flagellaten und Algen. I. Algenartige Chrysophyceen in Reinkultur. — Arch. Mikrobiol. 21, S. 401—410, 2 Abb.

Provasoli, L. (1958): Growth factors in unicellular marine algae. In: Buzzati-Traverso (Hrsg.): Perspectives in marine biology. Berkely & Los Angeles, S. 385—403

Reinhardt, P. (1970): Synopsis der Gattungen und Arten der mesozoischen Coccolithen und anderer kalkiger Nannofossilien. Teil I. — Freiberger Forsch.h. C 260, S. 5—32, 1 Taf., 56 Abb.

dgl. (1970): Synopsis der Gattungen und Arten der mesozoischen Coccolithen und anderer kalkiger Nannofossilien. Teil II. — ebd. C 265, S. 41—111, 8 Taf., 121 Abb.

dgl. (1971): Synopsis der Gattungen und Arten der mesozoischen Coccolithen und anderer kalkiger Nannofossilien. Teil III. — ebd. C 267, S. 19—41, 3 Taf., 49 Abb.

dgl., & H. Górka (1967): Revision of some Upper Cretaceous coccoliths from Poland and Germany. — N. Jb. Geol. Pal. Abh. 129, S. 240—256, Taf. 31—33, 6 Abb.

Schiller, J. (1930): Coccolithineae. In: Dr. L. Rabenhorst' Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. 10. Bd., 2 Abt. Leipzig S. 89—267, 137 Abb. und Abb. A—F

Schwarz, E. (1932): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten. IX. Der Formenwechsel von *Ochrosphaera neapolitana*. — Arch. Protistenk. 77, S. 434—462, Taf. 13, 7 Abb.

Sitte, P. (1965): Bau und Feinbau der Pflanzenzelle. Eine Einführung. Jena, 231 S., 102 Abb.

Sorby, H. C. (1861): On the organic origin of the so-called "crystalloids" of the Chalk.— Ann. nat. hist. ser. 3, 8, S. 193—200, 5 Abb.

Stosch, H. A. von (1955): Ein morphologischer Phasenwechsel bei einer Coccolithophoride. — Naturw. Berlin 42, S. 423

Stradner, H. (1963): New contribution to Mesozoic stratigraphy by means of nannofossils. — Proc. Sixth World Petrol. Congr., Sekt. 1, Paper 4, 16 S., 6 Taf.

dgl., & A. R. Edwards (1968): Electron microscopic studies on Upper Eocene coccoliths from the Oamaru Diatomite, New Zealand.— Jb. Geol. Bundesanst. Wien, Sonderbd. 13, 66 S., 48 Taf., 10 Abb.

dgl., D. Adamiker, & O. Maresch (1968): Electron microscope studies on Albian calcareous nannoplankton from Delft 2 and Leidschenden 1 deepwells, Holland. — Verh. Kon. Ak. Wet. Amsterdam Afd. Natuurk., Eerste Reeks, Bd. 24, Nr. 4, 107 S., 48 Taf., 11 Abb.

Tappan, H. (1968): Primary production, isotopes, extinctions and the atmosphere. — Palaeogeogr., Palaeoclim. Palaeoecol. 4, S. 187—210, 1 Abb.

Wallich, G. C. (1860): Results of sounding in the North Atlantic. — Ann. nat. Hist. ser. 3, 6, S. 457—558

dgl. (1861): Remarks on some novel phases of organic life, and on the boring powers of minute annelids, at great depths in the sea. — ebd. 9, S. 30—31

dgl. (1865): On the structure and affinities of the Polycystina. — Trans. micr. Soc. London ser. 2, 13, S. 57—84

Wilbur, K. M., & N. Watabe (1963): Experimental studies on calcification in molluscs and the algae *Coccolithus huxleyi*. — Ann. N. York Ac. Sci. 109, S. 82—112, 19 Abb.

11. Abbildungsnachweis

Bernard, F. (1939): Coccolithophorides nouveaux ou peu connus observés á Monaco en 1938. – Arch. Zool. exp. gen. 81, S. 33–44, 2 Abb.

Black, M. (1965): Coccoliths. – Endeavour 24, Nr. 93, S. 131–137, 25 Abb.

Bóna, J., & S. K. Kernerné (1966): Mikropaläontologische Untersuchungen an den Miozänbildungen der Geologischen Basisbohrung Tekeres I. – A. M. All. Földt. Intézet évi Jelenthése at 1964, S. 113–137, 6 Taf., 5 Abb.

Braarud, T. (1954): Coccolith morphology and taxonomic position of *Hymenomonas roseola* Stein and *Syracosphaera carterae* Braarud & Fagerland. – Nytt. Mag. Bot. 3, S. 1–4, 2 Taf., 1 Abb.

Bramlette, M. N., & E. Martini (1964): The great change in calcareous nannoplankton fossils between the Maestrichtian and Danian. – Micropaleontology 10. S. 291–322, 7 Taf., 1 Abb., 1 Tab.

dgl., & F. R. Sullivan (1961): Coccolithophorids and related nannoplankton of the early Tertiary in California. – ebd. 7, S. 219–288, 14 Taf., 1 Tab.

Brönnimann, P. (1955): Microfossils incertae sedis from the Upper Jurassic and Lower Cretaceaous of Cuba. – ebd. 1, Nr. 1, S. 28–51, 2 Taf., 10 Abb.

Bukry, D. (1969): Upper Cretaceous coccoliths from Texas and Europe. – Univ. Kansas Pal. Contr. Art. 51 (Protista 2), 79 S., 40 Taf., 1 Abb., 1 Tab.

dgl. (1971): Coccolith stratigraphy Leg 6, deep sea drilling project. Initial reports of the deep sea drilling project, Bd. 6. Washington. S. 965–1004, 8 Taf., 8 Abb.

Deflandre, G., & C. Fert (1954): Observations sur les Coccolithophoridés actuels et fossiles en microscopie ordinaire et électronique.– Ann. Paléontol. Paris 40, S. 115 bis 176, 15 Taf., 127 Abb.

Forchheimer, S. (1968): Die Coccolithen des Gault-Cenoman, Cenoman und Turon in der Bohrung Höllviken I, Südwest-Schweden. – Sver. Geol. Unders. Ser. C, Nr. 635, Arsbok 62, Nr. 6, 24 S., 9 Taf., 21 Abb.

Gaarder, K. R. (1967): Observations on the genus *Ophiaster* Gran (Coccolithineae). – Sarsia 29, S. 183–192, 4 Taf., 2 Abb.

dgl. (1970): Three new taxa of Coccolithineae. – Nytt Mag. Bot. 17, S. 113–126, 9 Abb.

dgl., J. Markali, & E. Ramsfjell (1954): Further observations on the coccolithophorid *Calciopappus caudatus*. – Avh. Norske Vid. Ak. Oslo, Mat.-Nat. Kl. 1954, Nr. 1, S. 1–9, 3 Taf., 2 Abb.

Gartner, St. (1969): Two new calcareous nannofossils from the Gulf Coast Eocene. – Micropaleontology 15, Nr. 1, S. 31–34, 1 Taf.

dgl, & D. Bukry (1969): Tertiary holococcoliths. – J. Pal. 43, Nr. 5, S. 1213–1221, Taf. 139–142

dgl., & L. A. Smith (1967): Coccoliths and related calcareous nannofossils from the Jazoo formation (Jackson, late Eocene) of Louisiana. – Univ. Kansas Pal. Contr. Paper 20, 4 S., 11 Taf.

Halldal, P., & J. Markali (1955): Electron microscope studies on Coccolithophorids from the Norwegian sea, the Gulf stream and the Mediterranean. – Avh. Norske Vid. Ak. Oslo, Math.-Nat. Kl. 1955, Nr. 1, 30 S., 27 Taf.

Haq, U. Z. (1969): The structure of Eocene coccoliths and discoasters from a Tertiary deep-sea core in the Central Pacific. – Acta Univ. Stockholm Contrib. Geol. 21. Nr. 1, S. 1–19, 5 Taf., 4 Abb.

Hay, W. W., H. Mohler, & M. E. Wade (1966): Calcareous nannofossils from Nal'chik (Northwest Caucasus). – Eclog. geol. Helvetiae 59, Nr. 1, S. 379–399, 13 Taf.

dgl. u. a. (1967): Calcareous nannoplankton zonation of the Cenozoic of the Gulf Coast and Caribbean-Antillean Area and transoceanic Correlation. – Trans. Gulf Coast Ass. Geol. Soc. 17, S. 428–480, 13 Taf., 13 Abb.

Kamptner, E. (1941): Die Coccolithineen der Südwestküste von Istrien. — Ann. Naturhist. Mus. Wien 51, S. 54—149, 15 Taf.
dgl. (1963): Coccolithineen-Skelettreste aus Tiefseeablagerungen des Pazifischen Ozeans. — ebd. 66, S. 139—204, 9 Taf., 39 Abb.
Lipps, J. H. (1969): *Triquetorhabdulus* and similar calcareous nannoplankton. — J. Pal. 43, Nr. 4, S. 1029—1032. Taf. 126
Manton, J., & G. F. Leedale (1961): Further observations on the fine structure of *Chrysochromulina ericina* Parke and Manton. — J. marin. biol. Ass. 41, S. 145—155, Taf. 1—7
dgl., & dgl. (1961): Further observations on the fine structure of *Chrysochromulina minor* and *C. kappa* with special reference to the pyrenoids. — ebd. 41, S. 519—526, 6 Taf.
dgl., & dgl. (1969): Observations on the microanatomy of *Coccolithus pelagicus* and *Cricosphaera carterae*, with special reference to the origin and nature of coccoliths and scales. — ebd. 49, S. 1—16, Taf. 1—14
dgl., & M. Parke (1962): Preliminary observations on scales and their mode of origin in *Chrysochromulina polypensis* sp. nov. — J. marin. biol. Ass. 42, S. 565—567, Taf. 1—18
dgl., & L. S. Peterfi, (1969): Observations on the fine structure of coccoliths, scales and the protoplast of a freshwater coccolithophorid, *Hymenomonas roseola* Stein, with supplementary observations on the protoplast of *Cricosphaera carterae*. — Proc. R. Soc. London Ser. B, 172, S. 1—15, Taf. 1—10
McIntyre, A. (1967): Coccoliths as paleoclimatic indicators of Pleistocene glaciation. — Science 158, Nr. 3806, S. 1314—1917, 3 Abb.
dgl., & A. W. H. Bé: Modern Coccolithophoridae of the Atlantic Ocean. — I. Placoliths and Cyrtoliths. Deep-Sea Res. 14, S. 561—591, 12 Taf., 17 Abb.
dgl., dgl., & M. B. Roche (1970): Modern Pacific coccolithophorida — a paleontologic thermometer
Martini, E., & H. Stradner (1960): *Nannotetraster*, eine stratigraphisch bedeutsame Discoasteridengattung. — Erdoel-Z. 76, S. 266—270, 19 Abb.
Noël, D. (1965): Coccolithes jurassique. Essai de classification des Coccoliths fossiles. Paris, 209 S., 29 Taf., 74 Abb.
dgl. (1967): Etude des roche carbonatées par repliques de surface examinées au microscope électronique. — C. R. Ac. Sci. Paris 264, S. 544—547, 2 Taf., 1 Abb.
Norris, R. E. (1955): Living cells of *Ceratolithus cristatus* (Coccolithophorineae). — Arch. Protistenk. 108, S. 19—24, Taf. 11—13
Parke, M. (1961): Some remarks concerning the class *Chrysophycaea*. — Brit. Phyc. Bull. 2, S. 47—55, 2 Taf.
dgl., & I. Manton (1962): Studies on marine flagellates. VI. *Chrysochromulina pringsheimii* sp. nov. — J. marin. biol. Ass. 42, S. 391—404, 6 Taf., 36 Abb.
dgl., & B. Clarke (1963): Studies on marine flagellates. IV. Morphology and microanatomy of a new species of *Chrysochromulina*. — ebd. 37, S. 209—288, 10 Taf., 37 Abb.
Perch-Nielsen, K. (1967): Nannofossilien aus dem Eozän von Dänemark. — Eclog. geol. Helvetiae 60, Nr. 1, S. 19—32, 7 Taf., 1 Abb.
dgl. (1968): *Naninfula*, genre nouveau de nannofossiles calcaires du Tertiaire danois. — C. R. Ac. Sci. Paris Ser. D, 267, S. 2298—2300, 2 Taf.
dgl. (1968): Der Feinbau und die Klassifikation der Coccolithen aus dem Maastrichtien von Dänemark. — Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Skrifter 16, Nr. 1, 96 S., 32 Taf., 44 Abb.
dgl. (1969): Die Coccolithen einiger Dänischer Maastrichtien- und Damenlokalitäten. — Medd. Dansk Geol. Foren. 19, H. 1, S. 51—68, 7 Taf., 1 Abb., 1 Tab.
dgl. (1971): Tertiäre Coccolithen (Vorausdruck).
Roth, P. H. (1968): Calcareous nannoplankton zonation of Oligocene sections in Alabama (USA), on the islands of Trinidad and Barbados (WiI.), and the Blake

Plateau (E coast of Florida, USA). – Eclog. geol. Helvetiae 61, Nr. 1, S. 459–465, 1 Taf., 3 Abb.
dgl. (1970): Oligocene calcareous nannoplankton biostratigraphy. – ebd. S. 798 bis 881, 14 Taf., 17 Abb.
Schiller, J. (1930): Coccolithineae. In: L. Rabenhorst Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, 10. Bd., 2. Abt. Leipzig, S. 89–267, 137 Abb.
Schwarz, E. (1932): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten. IX. Der Formwechsel von *Ochrosphaera neapolitana*. – Arch. Protistenk. 77, S. 434–462, Taf. 13, 7 Abb.
Stosch, H. A. v. (1962): Kulturexperiment und Ökologie bei Algen. – Kiel. Meeresforsch. 8, H. 3 (Sonderg.), S. 13–27, 1 Taf.
Stradner, H., & A. R. Edwards (1968): Electron microscopic studies on Upper Eocene coccoliths from the Oamaru diatomite, New Zealand. – Jb. Geol. Bundesanst. Wien, Sonderbd. 13, S. 1–66, 48 Taf., 10 Abb.
Teixera, C., & J. Tundisi (1967): Primary production and phytoplankton in equatorial waters. – Bull. marin. Sci. Gulf Caribbean. 17, S. 884–891, 3 Abb.
Wilbur, K. M., & N. Watabe (1963): Experimental studies on calcification in molluscs and the algae *Cocbolithus huxlevi*. – Ann. N. York Ac. Sci. 109, S. 82–111. 19 Abb.

12. Register

Acanthoica 63
Acanthosolenia 60
Actinosphaera 52
Agalmatoaster 83
Ahmuellerella 72
Algirosphaera 66
Altersbestimmung 34
Alvearium 71
Amphizygus 70
Anacanthoica 63
Angulofenestrellithus 69
Anoplosolenia 60
Anthosphaera 63
Apertapetra 51
Apistonema 7
Arkhangelskiella 78
Aspidolithus 75
Aspidorhabdus 63
Asterolithen 15, 19, 48, 83
Asterolithes 83
autotrophe Ernährung 5, 24

Bernardosphaera 59
Biantholithus 83
Bidiscus 55
Biscutum 55
Blackites 63
Boden 17
Braarudosphaera 83
Brachiolithus 87
Bramletteius 51
Broinsonia 75
Bucculinus 87

Calcidiscus 52
Calcioconus 61
Calciopappus 59
Calciosolenia 18, 60
Calcitrema 63
Calolithus 52
Calyptrolithen 21, 47
Calyptrolithus 79
Calyptrosphaera 79
Caneolithen 18, 21, 48, 56
Cepekiella 63
Ceratolithen 15, 20, 48, 83
Ceratolithina 85
Ceratolithoides 85
Ceratolithus 85
Chiasmolithus 52
Chiastozygus 73
Chiphragmalithus 72
Chromatophoren 8
Chrysochromulina 7
Chrysolaminarin 58
Chrysomonaden 7
Clathrolithus 82
Clavosphaera 58, 66, 82
Clinorhabdus 72
Coccolithen 5, 14, 22
Coccolithineae 6
Coccolithophora 52
– *fragilis* 89
Coccolithophorales 6
Coccolithophorida 6
Coccolithus 18, 51
– *neohelis* 89
– *pelagicus* 24, 25, 26, 29, 31, 52, 82
– *umbilicus* 89
Coccosphaera 51
Coccosphären 5
Colvillea 52
Conococcolithus 52
Corannulus 78, 87
Corisphaera 80
Corollithion 75
Coronaster 78
coronoid 15
Costacentrum 75
Crassapontosphaera 66
Crepidolithus 70
Cretadiscus 72
Cretarhabdus 75
Cribrosphaera 72
Cribrosphaerella 19, 72
Cricolithen 48, 55
Cricosphaera 56
Cruciolithus 52
Cruciplacolithus 52
–*neohelis* 89
Crystallolithus 52
Cyatholithus 51
Cyathosphaera 51
Cyclagelosphaera 55
Cyclicargolithus 51
Cyclococcolithus 52
Cycloplacolithus 52
Cylindralithus 72
Cyrtolithen 18, 21, 49, 63

Daktylethra 78
Deflandrius 75
Deutschlandia 63
Diademopetra 78
Dictyococcites 51
Dictyosome 9, 22
Diktyolithen 18, 21, 49, 66
Discoaster 35, 83
Discoasteroides 83
Discoasteromonas 83
Discolithen 21
Discolithina 66
Discolithus 66
Discorhabdus 55
Discosphaera 63
– *tubifera* 28, 31
Discoturbella 63
Dodekapodorhabdus 75

Eiffellithus 72
Element 19
Elementzyklus 19
Ellipsagelosphaera 52
Ellipsolithus 56
Emiliania 51
Ephippium 73
Eprolithus 83
Ericsonia 52
Ethmolithen 19, 21, 49
Ethmorhabdus 72
Eudiscoaster 83
Eurhabdus 72

Fasciculithus 19, 67
Favocentrum 72
Favolithora 88
Furcatolithus 67
Fusellinus 87

Gartnerago 78
Geißeln 9
Gephyrocapsa 51
– *caribbeanica* 31, 32
– *ericsonii* 31, 32
– *huxleyi* 27, 28, 32, 89
– *oceanica* 31, 32
Glaukolithus 73
Golgi-Apparate 9
Golgi-Vesikeln 9, 22
Goniolithen 18, 71
Goniolithus 18, 49, 71
Guttilithion 87
Gyrodiscoaster 83

Häufigkeit 28
Halopappus 61
Haptonema 10
Hayella 67
Heimiella 57
Helicopontosphaera 49
Helicosphaera 36, 49
– *carteri* 49
Heliodiscoaster 83
heliolithisch 46
Heliolithus 67
Heliorthus 73
Helladosphaera 82
Hemidiscoaster 83
Heterococcolithen 14, 48
heterolithisch 46
Heteromarginatus 75
heterotrophe Ernährung 5, 24
Hexalithus 82
Hexangulolithus 83
Hexapodorhabdus 75
Heyneckia 55
Holococcolithen 14, 19, 21, 78
Holodiscolithus 82
Homozygosphaera 78
Hymenomonas 56
– *carterae* 25, 26, 32
– *roseola* 32

Ilselithina 52
Isthmolithus 87

Kamptnerius 56
Kern 8
Koczyia 66

Lacrymasphaera 59
Laffittius 78
Lanternithus 78
Leukosin 5, 8
Licht 28
Lithastrinus 83
Lithostromation 87
Lithraphidites 85
Lohmannosphaera 66
Lopadolithen 21, 47
Lophodolithus 75
Loxolithus 66, 72
Lucianorhabdus 85

Markalius 55
Marthasterites 83
Martiniaster 78
Maslovella 52
Michaelsarsia 59
Micrantholithus 83
Microrhabdulinus 87
Microrhabdulithen 15, 48, 85

Microrhabdulus 85
Micula 87
Mitochondrien 9
Mitrolithus 71
Mündung 15

Najadea 59
Naninfula 63
Nannoconus 87
Nannopatina 89
Nannoplankton 39
Nannotetraster 87
Nannotetrina 87
Nannoturbella 67
Neococcolithes 72
Neosphaera 52
Nephrolithus 70, 72
Noelaerhabdus 51

Ochrosphaera neapolitana 25, 26
Oolithotus 55
– *fragilis* 24, 89
Ophiaster 58
ortholithisch 46
Orthorhabdus 80
Orthozygus 80

Palaeopontosphaera 54
Parhabdolithus 70
Peitschengeißel 6, 9
Pemma 83
Pentalithen 15, 19, 82
Perforocalcinella 87
Periphyllophora 80
– *bijugata* 89
Peritrachelina 78
Petalosphaera 63
Phaeocystis 7
Placolithen 18, 49
Plasmalemma 9
Platychrysis 7
Pleurochrysis 56
Podorhabdolithen 19, 21, 49, 75
Podorhabdus 19, 75
Polycladolithus 78
Polycyclolithus 83
Polypodorhabdus 75
Pontilithus 72
Pontosphaera 18, 66
– *huxleyi* 89
Prediscosphaera 75
Prinsius 51
Prymnesium 7
Pyrenoide 8

Radiolithus 83
Randscheibe 19
Reinhardtites 70
Reticulofenestra 51
Rhabdolithen 21
Rhabdolithes 63
Rhabdolithina 69
Rhabdolithus 63
Rhabdosphaera 18, 63
– *clavigera* 28, 31
– *stylifera* 28, 31
Rhabdothorax 78, 88
Rhagodiscus 18, 69
rhagoid 16
Rhagolithen 18, 21, 49, 67
Rhomboaster 83
Rotalithus 55

Scapholithen 18, 47, 48, 60
Scapholithus 60
Scheibe 17
Schizosphaerella 89
Schuppen 10, 22
Scyphosphaera 66
Similicoronilithus 55
Sollasites 75
Sphaerocalyptra 79
Sphenolithus 37, 67
Staurolithites 73
Stelolithen 19, 49, 66
Stradneria 75
styloid 15
Sujkowskiella 80
Syracosphaera 18, 57

Temperatur 28
Tergestiella 55
Tetralithus 87
Thalassopappus 63
Thoracosphaera 88
Thorosphaera 66
Tiarolithus 52
Tranolithus 73
Transversopontis 66
Tremalithus 51
–,*umbilicus* 89
Tribrachiatus 83
Triquetrorhabdulus 85
Trochoaster 78
Trochastrites 83

Umbellosphaera 55
– *irregularis* 28, 29, 31
– *tenuis* 28, 31
Umbilicosphaera 52
– ? *leptopora* 31
– *mirabilis* 52
Untersuchungsmethoden 38

Vakuolen 8
Vagalapilla 73
Vekshinella 73
Verbreitung 28, 33

Wand 17
Watznaueria 52

Zelluloseschuppen 10, 22
Zellwand 7
Zentralfeld 19
Zentralfortsatz 17
Zentralstruktur 17
Zeugolithen 18, 21, 49, 72
Zeugrhabdotus 73
Zygodiscus 18, 73
Zygolithen 21
Zygolithus 73
– *bijugatus* 89
Zygosphaera 82
Zygrhablithus 80

Umschlagbild

Kalkschuppe, Coccolith. Aus Coccolithen bestehen die Zellhüllen gewisser Meeresalgen. Elektronenmikroskopische Aufnahme eines isolierten Coccolithen, *Chiasmolithus oamaruensis* (Deflandre), aus einer etwa 40—50 Millionen Jahre alten Meeresablagerung von Neuseeland. Vergrößerung 18000 ×. — Nach *Stradner & Edwards* (1968).

Jedes verbrennende Streichholz benötigt Sauerstoff. Der Sauerstoff der Atmosphäre wird dauernd durch die Verbrennung von Kohle, Erdöl und Erdgas verbraucht. Für die in den USA geförderten Brennstoffe waren 1966 nach La Mont 4,5 Milliarden Tonnen Sauerstoff nötig, nur aber etwa 2,6 Milliarden Tonnen werden dort jährlich produziert, so daß die USA schon heute nicht mehr leben würden ohne die ständige Bewegung der Atmosphäre, dank derer ihr Gebiet vom Meer her mit Sauerstoff versorgt wird. Der Sauerstofferzeuger in den Meeresgebieten ist das pflanzliche Plankton, eine Hauptgruppe davon Coccolithen tragende Einzeller.

Coccolithen tragende Flagellaten sind zusammen mit den Diatomeen und Dinoflagellaten das entscheidende erste Glied in der Nahrungskette im Meer. Von ihnen sind unmittelbar oder mittelbar alle marinen Tiere abhängig. Ihre zukünftige Bedeutung für die erhöhte Gewinnung von menschlicher Nahrung aus den Ozeanen ist offensichtlich.

Coccolithen sind aber auch schon seit Jahrmillionen bekannt. Sie haben sich verhältnismäßig schnell entwickelt. Ihr Entwicklungsvorgang eignet sich ausgezeichnet als Uhr zum Messen der geologischen Zeit. In allen modernen geologischen Betrieben, auf ozeanologischen Forschungsschiffen und auf Erkundungsbohrungen wird diese billige Schnellmethode zur Altersbestimmung heute angewandt.

Weit reicht der Fächer der Coccolithenuntersuchungen. Vorliegender, mit vielen elektronenmikroskopischen Aufnahmen illustrierter Band soll in die Biologie und Geschichte dieser nur wenige tausendstel Millimeter großen Coccolithen tragenden Flagellaten einführen.